

Ecuadorianische Grubenottern der Gattungen *Bothriechis*, *Bothrops* und *Porthidium* (Serpentes: Viperidae)

Beat SCHÄTTI* & Eugen KRAMER**

* Muséum d'Histoire Naturelle, case postale 434, CH-1211 Genève 6.

** Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4051 Basel.

Ecuadorian pit-vipers of the genera *Bothriechis*, *Bothrops* and *Porthidium*. This study compiles the morphological data of more than 500 specimens of crotalid snakes from Ecuador including some type material. Thirteen species and two subspecies are assigned to three genera, i. e. *Bothriechis* Peters (*bilineatus smaragdinus*, *oligolepis albocarinatus*, *p. punctatus*, *p. mahnerti*, *schlegelii*, *taeniatus*), *Bothrops* Wagler (*atrox atrox*, *atrox xanthogrammus*, *brazili*, *lojanus*) and *Porthidium* Cope (*almawebi* n. sp., *hyoprora*, *lansbergii arcosae* n. ssp., *microphthalmum* and *nasutum*). *Bothrops lojanus* Parker, *Bothriechis p. mahnerti* and *Porthidium l. arcosae* are endemic. *Bothrops osbornei* Freire is identical with *Bothriechis p. mahnerti* Schätti & Kramer. *Bothrops peruvianus* (Boulenger) and *B. albocarinatus* Shreve are considered to be conspecific with *Bothriechis oligolepis* (Werner). This species is polytypic, including the nominate subspecies and *B. o. albocarinatus* from Amazonian Ecuador and Peru. The type of *Trigonocephalus pulcher* Peters belongs to *Bothriechis o. albocarinatus*. The form commonly assigned to '*Bothrops pulcher*' auct. is described as *Porthidium almawebi* n. sp. The generic allocation of this new species accounts for morphological evidence and behaviour. *Trigonocephalus asper* Garman is a synonym of *Bothrops atrox* (L.). *Bothrops xanthogrammus* Cope from western Ecuador and the Pacific slopes of Colombia represents a subspecies of *atrox*, if these forms are not identical. *Lachesis pleuroxanthus* Boulenger might represent a valid species. The systematic arrangement of the Ecuadorian species is discussed.

Key-words: Viperidae – Crotalinae – systematics – Ecuador – new taxa.

EINLEITUNG

AMARAL (1923, 1926ff.) trennte Neuwelt-Grubenottern ohne Klapper in zwei Gruppen, die monotypische Gattung *Lachesis* Daudin (*L. muta*) und *Bothrops* Wagler. Dieser Ansicht folgten u. a. BARBOUR & LOVERIDGE (1929), SMITH (1959), STUART (1963), HOGE (1966) und BOGERT (1968). PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) führten unter *Bothrops* 51 neotropische Arten auf: *alboarinatus*, *alternatus*, *alticolus*, *ammodytoides*, *andianus*, *asper*, *atrox*, *barnetti*, *bicolor*, *bilineatus*, *brazili*, *castelnaudi* (= *taeniatus*), *cotiarus*, *colombiensis*, *erythromelas*, *fonsecai*, *godmani*, *hyoprora*, *iglesiassi*, *insularis*, *itapetiningae*, *jararaca*, *jararacussu*, *lansbergii*, *lateralis*, *lichenosus*, *lojanus*, *marajoensis*, *medusa*, *microphthalmus*, *moojeni*, *nasutus*, *neuwiedi*, *nigroviridis*, *nummifer*, *oligolepis*, *ophryomegas*, *peruvianus*, *pressoai*, *picadoi*, *pictus*, *pirajai*, *pradoi*, *pulcher*, *punctatus*, *roedingeri*, *santaecrucis*, *schlegelii*, *supraciliaris*, *venezuelensis* und *xanthogrammus*. Fünf nominelle Arten (*alticolus*, *colombiensis*, *lichenosus*, *pressoai* und *supraciliaris*) stellen Synonyme von *alboarinatus*, *atrox*, *taeniatus*, *hyoprora* und *schlegelii* dar (AMARAL 1944, CUNHA & NASCIMENTO 1975a, JOHNSON & DIXON 1984, WERMAN 1984b, SCHÄTTI et al. 1990).

Zusammen mit den von PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) nicht berücksichtigten rein karibischen *Bothrops caribbaeus* und *B. lanceolatus* und zentral-amerikanischen Formen wie *barbouri*, *dunni*, *melanurus*, *rowleyi*, *undulatus* oder *yucatanicus* sowie in der Zwischenzeit beschriebenen Arten (*campbelli*, *eneydae*, *hesperis*, *isabelae*, *mahnerti*, *olmec*, *osbornei*, *tzotzilorum*) aus dem südlichen Mexiko, Venezuela und Ecuador (SANDNER-MONTILLA 1976, CAMPBELL 1976, SANDNER-MONTILLA 1979, CAMPBELL 1985, PÉREZ-HIGAREDA et al. 1985, FREIRE 1991, SCHÄTTI & KRAMER 1991) und revalidierten Taxa wie bspw. *B. leucurus* Wagler (HOGE & ROMANO 1971) kommt man heute auf über 60 nominelle Arten von *Bothrops* (sensu lato).

BURGER (1971) gruppierte die hier zur Diskussion stehenden südamerikanischen Grubenottern in vier Gattungen (*Bothriechis*, *Bothriopsis*, *Bothrops* und *Porthidium*). Dieser Anordnung folgten auch CAMPBELL & LAMAR (1989). Sechzehn nominelle Formen (*alboarinatus*, *atrox*, *bilineatus smaragdinus*, *brazili*, *campbelli*, *hyoprora*, *lojanus*, *mahnerti*, *microphthalmum*, *nasutum*, *osbornei*, *pulcher*, *punctatus*, *schlegelii*, *taeniatus* und *xanthogrammus*) sind bislang aus Ecuador nachgewiesen resp. von dort beschrieben worden (PETERS 1960, CAMPBELL & LAMAR 1989, SCHÄTTI & KRAMER 1991).

MATERIAL & METHODE

Der vorliegenden Arbeit liegt eine morphologische Untersuchung aller in Ecuador heimischen Grubenottern mit Ausnahme von *Lachesis muta* (L.) zu Grunde. Die im jeweiligen Schlüssel sowie in den Beschreibungen zu findenden Werte (Dorsalia, Ventralia, Subcaudalia) und Masse basieren auf dem untersuchten ecuadorianischen Material (vgl. Appendix). Die Anzahl Ventralia wurde nach der DOWLING-Methode (1951) ermittelt. Die Anzahl Dorsalia gilt für die Körpermitte (50% der Ventralsumme). Die Gesamtlänge (GL) setzt sich aus der Körperlänge (KL: Rumpf inkl. Kopf) und Schwanzlänge (SL) zusammen. Für die Ermittlung der

Bezahnung wurden je nach Form unterschiedliche Stichproben untersucht: zwei Exemplare im Falle von *lojanus*, *microphthalmum*, *nasutum*, *p. punctatus* und *taeniatus*, drei *b. smaragdinus*, *hyorora* und *o. albocarinatus*, vier *almawebi* und *brazili*, fünf *p. mahnerti*, sechs *schlegelii*, acht *a. xanthogrammus* sowie insgesamt 27 *a. atrox*. Die Synonymlisten erheben keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit; zitiert sind lediglich Neubeschreibungen und Arbeiten mit wichtigen systematischen Änderungen.

Die meisten der über 500 untersuchten Exemplare sind im Muséum d'Histoire naturelle de Genève (MHNG) deponiert. Vergleichsmaterial für die vorliegende Arbeit stammt aus den folgenden Sammlungen: Academy of Natural Sciences, Philadelphia (ANSP), Natural History Museum [British Museum (Nat. Hist.)], London (BM), Instituto Butantan, São Paulo (IB), Escuela Politécnica Nacional, Quito (EPN), Museum of Comparative Zoology, Cambridge (MCZ), Museo zoologico dell'Università, Torino (MZUT), Naturhistorisches Museum, Basel (NHMB), Naturhistorisches Museum, Wien (NMW), Pontífica Universidad Católica del Ecuador, Quito (QCAZ), United States National Museum (Smithsonian Institution), Washington (USNM) und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin (ZMB). Unser Dank für die Überlassung dieser Exemplare und Zutritt zu den Sammlungen gilt A. Almendariz, J. E. Cadle, L. Coloma, R. Günther, R. W. Heyer, I. L. Laporta Ferreira, E. V. Malnate, C. McCarthy, J. P. Rosado und F. Tiedemann. W. Böhme (Bonn) lieferte Daten für den Typus von *Trigonocephalus schlegelii* im Zoologischen Museum und Forschungsinstitut A. Koenig (ZFMK) in Bonn. Ch. W. Myers erteilte Auskunft über einige in der Sammlung des American Museum of Natural History (AMNH) zu New York befindliche Exemplare. Für ihre grosszügige Unterstützung während eines Feldaufenthalts in Ecuador im Winter 1991/92 danken wir W. Bircher und A. Maag (Quito). Corinne Charvet (Genf) übernahm einen Teil der redaktionellen Arbeit. Die Fertigstellung des Manuskripts wurde durch einige betrübliche Ereignisse überschattet.

In zwei früheren Arbeiten (SCHÄTTI et al. 1990, SCHÄTTI & KRAMER 1991) versuchten wir, die rein philologischen Aspekte der Gattungsnamen zu beleuchten. Wir konsultierten damals die deutsche Ausgabe der 'Regeln' (IKZN 1970), ohne die ab dem 1. I. 1973 gültigen Änderungen (KRAUS 1973) zu berücksichtigen. Die heute gültige Fassung des Artikels 30a (ii) besagt, dass "a genus-group name ending in *-ops* is to be treated as masculine, regardless of its derivation or of its treatment by its author" (ICZN 1985; SMITH & LARSEN 1974, vgl. auch PORRAS et al. 1981). Auf diesen Umstand haben uns D. Frost und Ch. W. Myers (AMNH) aufmerksam gemacht. Wir danken ihnen für diesen Hinweis.

Die Arbeit von CAMPBELL & LAMAR (1992) erreichte uns erst nach der Abgabe des Manuskripts. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Form von kurzen Hinweisen auf den Druckfahnen nachgetragen worden.

GATTUNGSKONZEPT

In seiner Übersicht der Crotalidae oder Grubenottern berücksichtigte GRAY (1842) vier neotropische Formen (*cinereus*, *megaera*, *sabinii* und *subscutatus*), die er zu *Bothrops* Wagler stellte. Gemäss BOULENGER (1896) handelt es sich um Synonyme ein und derselben Art, *Bothrops atrox* (L.). In der Folge beschrieben PETERS (1859, 1861), COPE (1860a, 1871) und SALVIN die Gattungen *Bothriechis*, *Bothriopsis*, *Porthidium*, *Teleuraspis* und *Thamnocenchris*. Diese wurden von BOULENGER (1896)

mit *Lachesis* Daudin synonymisiert (vgl. PERACCA 1897, WERNER 1901, PERACCA 1910, DUNN 1919, AMARAL 1922 u. a.). Wie andere zu dieser Zeit tätige Herpetologen (z. B. JAN 1859, GÜNTHER 1859, BOCOURT 1868, DUMÉRIL et al. 1870, MÜLLER 1878) fasste BOULENGER (1896) orientalische Grubenottern (*Trimeresurus* sensu SMITH 1943) und neotropische Formen in einer einzigen Gattung zusammen (MÜLLER 1923, SCHMIDT & ANDREWS 1936, HARTWEG & OLIVER 1938, SMITH 1938, SMITH 1941, SCHMIDT & WALKER 1943, HOGE 1949 u. a.).

PETERS (1859) charakterisierte *Bothriechis* durch die "Lage und Begrenzung der Thränengruben" (d. h. die Trennung des Prälacunale von den Supralabialia) und dem Fehlen von Kielen in der Schnauzenregion. Praktisch gleichzeitig beschrieb COPE (1860a) die Gattung *Teleuraspis*, welcher unter anderen *schlegelii* (typische Art) und *taeniatus* (als *castelnaui* [sic]) angehören sollen. Als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Bothrops* gilt die einfache statt paarige Anordnung der Subcaudalia. In einer weiteren Arbeit stellte COPE (1860b) den eben erwähnten *taeniatus* mit *lansbergii* und *nummifer* zu *Bothriechis* Peters. Interessanterweise diente wiederum *taeniatus* (diesmal als *B. quadriscutatus*) als typische Art von *Bothriopsis*; erneut sind es die einfachen Schwanzschilder, welche diese angeblich neue Gattung auszeichnen (PETERS 1861).

PETERS (1863) synonymisierte *Teleuraspis* Cope und *Thamnocenchris* Salvin mit *Bothriechis* (*schlegelii* sowie *lateralis*, *mexicanus* und *nigroviridis*); *Bothriopsis* figuriert in dieser Arbeit nicht mehr. COPE (1871) hingegen betrachtete *Bothriopsis* (u. a. mit *godmani*, *nummifer*, *ophryomegas* und *taeniatus*) als valide Gattung innerhalb der 'Teleuraspides', deren Vertreter sich gegenüber den ebenfalls terrestrischen *Porthidium* spp. (*lansbergii* und *nasutum*) durch ein geteiltes Nasale auszeichnen (vgl. auch COPE 1876a, COPE 1887); die baumbewohnenden Formen stellte COPE (1871) zu *Bothriechis* (*aurifer*, *lateralis*, *nigroviridis*) und zur monotypischen Gattung *Teleuraspis* (*schlegelii*).

Dieser kurze Abriss zeigt, dass die Gruppierung zentral- und südamerikanischer Grubenottern seit langem umstritten ist. Verantwortlich hierfür sind u. a. das Fehlen von genügend Vergleichsmaterial, teilweise konfuse Artkonzepte und eine Überbewertung von Merkmalen, die zwischen eng verwandten Arten oder gar innerhalb ein und derselben Spezies in verschiedenen Zuständen ausgeprägt sein können. So zeichnet sich bspw. die typische Art von *Bothriechis* Peters (*nigroviridis*) dadurch aus, dass bei ihr das zweite Supralabialia durch eine Naht vom Prälacunale getrennt ist, während bei den zweifellos nahe stehenden *lateralis* oder *schlegelii* stets ein Lacunolabiale vorkommt. Bei einigen mittelamerikanischen Formen (z. B. *bicolor*, *marchi*) ist die Anordnung der Schuppen im Bereich der Loreal-Grube nicht konstant: gewisse Exemplare besitzen ein Lacunolabiale, bei anderen ist das Prälacunale von den Supralabialia getrennt (CAMPBELL 1983). Das von COPE (1860a) für *Teleuraspis* als diagnostisch betrachtete Merkmale "ungeteilte Subcaudalia" ist bei vielen Arten ebenfalls variabel (vgl. systematischer Text). Dies mag unter anderem ein Grund dafür sein, weshalb COPE (1871) den Umfang von *Teleuraspis* auf *schlegelii* und dessen Synonyme *nitida* und *nigroadspersus* einschränkte; diese Art lässt sich gegenüber sämtlichen neotropischen Grubenottern leicht auf Grund der Supraciliarschuppen abgrenzen.

BRATTSTROM (1964) und BURGER (1971) präsentierten eine neue Systematik auf Gattungsebene für alt- und neuweltliche Grubenottern (vgl. auch GLOYD 1979, GLOYD

& CONANT 1990). Ersterer benutzte osteologische Merkmale und ordnete die hier zur Diskussion stehenden terrestrischen und baumbewohnenden neotropischen Arten in zwei Untergattungen; *bilineatus* gehört demnach zur terrestrischen Gruppe (*Bothrops* sensu Brattstrom), während bspw. *nummifer* zu den Greifschwanzformen (*Bothriechis*) gezählt wird. BURGER (1971) spaltete *Bothrops* (sensu Peters & Orejas-Miranda) in fünf Gattungen. Neben dem monotypischen *Ophryacus* Cope (*O. undulatus*) aus dem südlichen Mexiko sind dies *Bothrops* Wagler (unter anderem mit *almawebii* [als 'pulcher'], *atrox*, *brazili*, *lojanus*, *microphthalmus* und *xanthogrammus*) und *Porthidium* Cope (*hyoprora*, *nasutum* etc.) sowie *Bothriechis* Peters (*schlegelii* u. a.) und *Bothriopsis* Peters (*alboarinatus*, *bilineatus*, *oligolepis*, *peruvianus*, *punctatus*, *taeniatus*).

SMITH & SMITH (1976) akzeptierten die von BURGER (1971) vorgeschlagenen Änderungen für mexikanische Formen ohne weitere Vorbehalte. CAMPBELL & LAMAR (1989) berücksichtigen insgesamt 31 Arten von Lanzenottern ('lanceheads') der Gattung *Bothrops*, sieben 'Palmvipern' (*Bothriechis*), acht 'Wald-Grubenottern' (*Bothriopsis*) und 14 'hognose and mountain pitvipers' (*Porthidium*). Andere Autoren wie HOGE & ROMANO-HOGE (1981), PORRAS et al. (1981), WILSON & MEYER (1985), VILLA et al. (1988) und viele andere halten hingegen nach wie vor am Gebrauch von *Bothrops* (s. l.) fest. SAVAGE & VILLA (1986) präsentieren eine etwas eigenwillige systematische Anordnung: sie stellen sämtliche in Costa Rica vorkommenden Formen mit Ausnahme von *Bothrops atrox* zu *Bothriechis* (vgl. auch GÜNTHER 1895 oder DUNN 1919 sowie SAVAGE 1980).

Gemäss BURGER (1971) unterscheiden sich die terrestrischen Gattungen *Bothrops* und *Porthidium* in der Ausbildung der Subcaudalia sowie in gewissen Schädelmerkmalen ("border of maxillary cavity", Form des Palatinum). Die baumbewohnenden Greifschwanz-Gattungen *Bothriechis* und *Bothriopsis* sollen Unterschiede in der Anordnung der Subcaudalia ("entire" resp. "partly or entirely divided") und der Lage der Nasalporen ("deep in nostril" resp. "near inner margin of nasal pad", vgl. BRATTSTROM 1964), in der Kielung der lateralen Schwanzschuppen ("heavily keeled" resp. "unmodified") und der Länge des Schwanzstachels (kürzer bei *Bothriechis*) aufweisen. Wir bezweifeln ernsthaft, ob diese Merkmale einer kritischen Prüfung standhalten. Dies nicht zuletzt deshalb, weil nur von wenigen Arten genügend osteologische Präparate untersucht wurden, welche zuverlässige Aussagen ermöglichten¹. Es erscheint uns

¹ Bereits PETERS (1863) versuchte, die asiatischen und amerikanischen Grubenottern auf Grund von Strukturen im Palatinum und Ektopterygoid (Transversum, "Os pterygoideum externum") zu klassifizieren. Auf Grund der Gaumenknochen stellte er *nummifer* (als *mexicanus*) mit *nigroviridis* und *lateralis* zu *Bothriechis*, während *bilineatus* mit *atrox*, *jararaca* und *almawebi* (als 'pulcher') *Trigonocephalus* bildete. BURGER (1971: 115) vermerkt, dass *Bothriechis* spp. "truncate dorsolateral projections" des Ektopterygoids fehlen, während diese bei anderen baumbewohnenden Arten vorhanden seien. Seine Diagnose von *Bothriopsis* hält fest, dass bei Vertretern dieser Gattung die "anterior dorsolateral projections" des Ektopterygoids fehlen. CAMPBELL (1983: 156) benutzt zur Charakterisierung des Ektopterygoids von *Bothriechis* ssp. (Merkmal 11) die gleichen Termini, wie sie bereits von PETERS (1863) und BURGER (1971) gebraucht wurden. Die Aussagen werden allerdings in der gleichen Arbeit zumindest teilweise relativiert (CAMPBELL 1983: 182-83; vgl. auch BRATTSTROM 1964 und CROTHER et al. 1992).

sonderbar, dass *microphthalmum* und *hyoprora* zu *Bothrops* resp. *Porthidium* gestellt werden, während andererseits derart verschiedene Arten wie *almawebi* (als 'pulcher') und *atrox* in derselben Gattung (*Bothrops* sensu Burger) figurieren.

Was die baumbewohnenden Vertreter von *Bothriechis* (mit *schlegelii* und fünf zentralamerikanischen Hochlandformen: *a. aurifer*, *a. marchi*, *bicolor*, *lateralis*, *nigro-viridis*) und *Bothriopsis* angeht, so stellen wir fest, dass keine gründliche Untersuchung vorliegt, welche eine Trennung in zwei Gattungen rechtfertigen würde. Bedenken erwachsen bereits auf systematisch tieferem Niveau. In diesem Zusammenhang erwähnen wir als Beispiel das Subspezies-Konzept von *Bothriechis taeniatus* (vgl. unten). Hierzu gehören aber auch die schleierhaften verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb *Bothriopsis* (sensu Burger), wonach *albocarinatus* zur 'castelnaudi-Gruppe' gehören soll, während *bilineatus* angeblich mit *peruvianus* und *punctatus* mit *oligolepis* eine Sektion bildet. Drei dieser mit Artstatus versehenen Formen (*albocarinatus*, *oligolepis*, *peruvianus*) sind in Wirklichkeit konspezifisch. Im übrigen steht der Einbezug des rein terrestrischen *Bothrops medusa* (Sternfeld) unter *Bothriopsis* in Widerspruch zur Diagnose ("arboreal pitvipers").

CAMPBELL (1983) übernahm BURGERS (1971) Gattungskonzept für Greifschwanz-Formen, doch weicht seine Feinsystematik im Falle von *Bothriechis* (bspw. Artstatus für *marchi* und *rowleyi*) etwas ab (vgl. unter anderem SMITH & MOLL 1969, WILSON & MEYER 1985). Wir können uns der Begründung für die Aufrechterhaltung zweier Gattungen arborikoler Grubenottern (*Bothriechis* und *Bothriopsis* auct.) nicht anschliessen, wonach zentralamerikanische Hochlandformen und *schlegelii* eine "[...] clearly monophyletic and easily distinguishable" Gruppe innerhalb der neuweltlichen Grubenottern bilden sollen (CAMPBELL 1983: 157; vgl. auch CAMPBELL & LAMAR 1992). Daran ändern auch neueste Arbeiten (z. B. CROTHER et al. 1992, WERMAN 1992) nichts, da direkte Vergleiche mit südamerikanischen Arten (*Bothriopsis* spp. sensu Burger) fehlen (vgl. auch Fussnote 1). Uns liegen jedenfalls keine Erkenntnisse vor, welche innerhalb der baumbewohnenden Formen ernsthafte Schlussfolgerungen über dem Artniveau erlauben würden.

BURGERS (1971) Arbeit fehlt letztlich eine objektive Arbeitsgrundlage, sowohl was die Erfassung der Merkmale als auch deren Auswertung betrifft, und die systematischen Neuerungen sind keinesfalls überzeugend. Was die Aufteilung in Gattungen betrifft, so schliessen wir uns der leidigen Feststellung an, dass "[...] there is a tendency for such conclusions [...] to become fixed in the literature without thorough evaluation" (CADLE 1992). Im Sinne eines vorläufigen Kompromisses halten wir hier an *Bothriechis* für mittel- und südamerikanische Grubenottern mit Greifschwanz fest. Wir sind uns jedoch bewusst, dass für diese Auffassung eine seriöse Grundlage fehlt. Die Zuordnung einiger Arten bedarf weiterer Studien; zumindest im Falle von *taeniatus* (n. b. typische Art von *Bothriopsis* Peters) sind Vorbehalte angebracht (vgl. auch WERMAN 1992).

Die zur Hauptsache südamerikanischen Lanzenottern ('lanceheads' oder 'fer-de-lance') der '*atrox*'- und '*neuwiedi*'-Gruppe bilden wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe (WERMAN 1992), welche die Formen mit deutlich geteilten Hemipenes umfasst, und die sich von anderen neuweltlichen Crotaliden in weiteren morphologischen sowie biochemischen Merkmalen unterscheidet (CAMPBELL & LAMAR 1989,

CADLE 1992). Hierzu sind weitere Untersuchungen notwendig, die den Rahmen dieser Arbeit bei weitem sprengen würden. Die verwandtschaftlichen Beziehungen gewisser Formen, darunter jene des ecuadorianischen *Bothrops lojanus*, bleiben abzuklären.

Die von BURGER (1971) vorgeschlagene Vereinigung der 'hognosed' (*dunni*, *hyoprora*, *lansbergii*, *nasutum*, *ophryomegas*, *yucatanicum*), 'jumping' (*nummifer*, *pica-doi*) und 'montane pitvipers' (*barbouri*, *godmani*) unter *Porthidium* stösst in jüngster Zeit zunehmend auf Kritik (vgl. auch PORRAS et al. 1981). CAMPBELL & LAMAR (1989) unterscheiden innerhalb dieser Gattung "several distinct lineages". Die umfassende Studie von WERMAN (1992) erbringt keinen Hinweis für BURGERS (1971: 151) Vermutung, wonach die 'hognosed' und 'jumping vipers' ihren Ursprung in einem *godmani*-ähnlichen Vorfahren haben. Vielmehr bilden *Porthidium nasutum* und *P. ophryomegas* die Schwestergruppe von *Bothrops (atrox, newiedi* und mit diesen verwandte Arten), während sich *godmani* von sämtlichen hier besprochenen Gruppen einschliesslich *Lachesis muta* unterscheidet und phylogenetisch wahrscheinlich neuweltlichen *Agkistrodon* spp. (*bilineatus*, *contortrix*, *piscivorus*) nahe steht (vgl. auch KNIGHT et al. 1992). Tatsache ist, dass *Porthidium* (sensu Burger) paraphyletisch ist. Aus diesem Grunde schlägt WERMAN (1992) formal die Abtrennung der 'jumping vipers' (*nummifer*, *picadoi* und *olmec*) als neue Gattung (*Atropoides*) vor. CAMPBELL & BRODIE (1992) erwägen eine eigene Gattung für die 'montane pitvipers' (*godmani*, *barbouri* und *tzotzilorum*); die Beschreibung von *Cerrophidion* erfolgte vor kurzem (CAMPBELL & LAMAR 1992).

Die beiden bislang zu *Bothrops* (sensu Burger) gerechneten *Porthidium microphthalmum* und *P. almawebi* (als '*B. pulcher*' auct.) stehen unserer Meinung nach Arten näher, welche zu den eben besprochenen Formen ('hognosed' und 'jumping vipers') gerechnet werden. Bei *microphthalmum* fehlt wie bei *hyoprora*, *l. arcosae*, *nasutum* und zentralamerikanischen Vertretern ein Lacunolabiale. Eine Trennung des Prälacunale von den Supralabialia findet sich vereinzelt auch bei *almawebi*. Sowohl letzterer als auch *microphthalmum* stimmen mit *Porthidium* ssp. im unersetzten Körperbau überein; v. a. adulte Exemplare sind im Vergleich mit echten Lanzenottern (*Bothrops* s. s.) vergleichbarer Grösse als korpulent einzustufen. Wie andere terrestrische Arten (z. B. *nummifer*, *hyoprora*) zeigt auch *almawebi* das für diese Formen typische Abwehrverhalten; die Tiere platten sich extrem ab und springen bei Annäherung einer Feder gleich mit offenem Maul auf den Eindringling. Die bei diesen Arten besonders hohen Neuralfortsätze der Wirbel bekommen vor dem Hintergrund dieser Verhaltensweise eine funktionelle Erklärung (vergrösserte Ansatzflächen für Axialmuskulatur). Angesichts der 'intuitiven Systematik' von BURGER (1971) und trotz vieler ungelöster Probleme innerhalb der neotropischen Grubenottern erscheinen uns diese Änderungen vertretbar.

SYSTEMATISCHER TEIL

SCHLÜSSEL ZU DEN GATTUNGEN:

- 1) Mit Greifschwanz (baumbewohnende Formen) *Bothriechis*
- Ohne Greifschwanz (terrestrische Formen) 2

- 2) Neuralfortsätze der Wirbel hoch, Lacunolabiale fehlend (ausser bei *P. almawebi*),
Hemipenis zweilappig *Porthidium*
- Neuralfortsätze nicht übermässig hoch, Lacunolabiale vorhanden, Hemipenis
deutlich geteilt *Bothrops*

Bothriechis Peters, 1859

Bothriechis Peters, 1859: 278. Typische Art: *B. nigroviridis* Peters.

Teleuraspis Cope, 1860a: 338. Typische Art: *Trigonocephalus schlegelii* Berthold.

Thamnocenchris Salvin, 1860: 459. Typische Art: *T. aurifer* Salvin.

Bothriopsis Peters, 1861: 359. Typische Art: *B. quadriscutatus* Peters (= *B. taeniatus* Wagler).

SCHLÜSSEL FÜR ECUADORIANISCHE FORMEN VON *Bothriechis*:

- 1) Supraciliarschuppen vorhanden *B. schlegelii*
- Supraciliarschuppen fehlend 2
2) Rumpf einfarbig grün, ohne Zeichnung *B. bilineatus smaragdinus*
- Rumpf nicht einfarbig grün, Zeichnung vorhanden 3
3) 161-188 Ventralia, 54-73 Subcaudalia 4
- 186-246 Ventralia, 76-87 Subcaudalia 5
4) 25-27 Dorsalia, Grundfärbung gelb- bis dunkelbraun, mit 15-18 Querbändern auf
dem Rücken *B. punctatus mahnerti* n. comb.
- 19-21 Dorsalia, grüne Grundfärbung, mit 19-26 Bändern resp. Dorsalflecken
..... *B. oligolepis albocarيناتus* n. comb.
5) weniger als 210 Ventralia *B. p. punctatus*
- über 220 Ventralia *B. taeniatus*

Bothriechis bilineatus smaragdinus (Hoge, 1966)

C.[ophias] bilineatus Wied, 1821: 339 ("Viçosa" [=Marobá], Bahia, Brasilien).

Trigonocephalus (Bothrops) arboreus Cope, 1870: 157 (Bahia, Brasilien).

Bothrops bilineatus smaragdinus Hoge, 1966: 114 (Oberer Río Purús, Amazonas, Brasilien).

Bothriopsis bilineatus, Burger, 1971: 27.

B.[othriechis] bilineata smaragdina, Schätti et al., 1990: 883.

B.[othriechis] bilineatus smaragdinus, Schätti & Kramer, 1991: 12.

23-29 Dorsalia in der Körpermitte, 184-198 Ventralia (192-198 bei ♂♂, 184-188 bei ♀♀) und 59-70 (67-70 resp. 59-67) grösstenteils geteilte Subcaudalia. Maximale GL 475 + 85 mm (♂, MHNG 2223.4) und 510 + 89 mm (♀, MHNG 2305.57); SL/GL 0.15-0.16 resp. 0.13-0.15. Dorsal hellgrün, mit feinen schwarzen Punkten (Pigmentierung vertebral dichter als lateral) und gelben Flecken auf der ersten Dorsalreihe; letztere entweder durch grüne, dunkelbraune oder schwarze Makel

unterbrochen oder zusammenfließend, d. h. mit durchgehender gelber Linie von der Kehle bis zum Schwanz.

B. bilineatus smaragdinus ist im Amazonasgebiet von SW Venezuela und Kolumbien über Brasilien bis Bolivien verbreitet. Nach PÉREZ-SANTOS & MORENO (1991a) kommt diese Form in Ecuador bis 1'200 m ü. M. vor. Ihre Nahrung besteht aus Fröschen (z. B. *Hyla*, *Osteocephalus* spp.), Echsen (*Anolis* etc.), kleinen Vögeln und Säugern (BARBOUR & LOVERIDGE 1929, BEEBE 1946, DIXON & SOINI 1986). GREENE & CAMPBELL (1972) berichten über den Gebrauch des Schwanzes beim Beuteerwerb. Ökologische Daten und weitere Informationen finden sich bei CUNHA (1967) und CAMPBELL (1973).

BEMERKUNGEN. Der Typus von *B. b. smaragdinus* (IB 14731, ♂) hat 27 Dorsalia in der Körpermitte, 201 Ventralia und 62 Subcaudalia. DIXON & SOINI (1986) geben etwas höhere Ventralwerte (190-204 für ♂♂, 194-206 für ♀♀) und Subcaudalia (je bis 73). Ein ♀ aus Bolivien (NMW 27992.1) besitzt 201 Ventralia und misst 675 + 105 mm. Die bei *smaragdinus* gefundenen Bezahnungswerte für das Palatinum und insbesondere für das Pterygoid liegen höher als bei anderen untersuchten Arten (Tab. 1). Zu erwähnen bleibt jedoch, dass BRATTSTROM (1964) für das Pterygoid im Falle von *bilineatus* tiefere Werte (17-18) angibt. Bemerkenswert ist auch der kurz vor der Spitze deutlich verdickte Schwanz, welcher in einer kegelförmigen Spitze endet, die mindestens doppelt so lang wie die letzten Subcaudal-schuppen ist.

Die Nominatrasse kommt in Venezuela, den Guayana-Staaten und Brasilien (Amapá und Atlantik-Wälder von Bahía bis Río de Janeiro) vor. Neben Unterschieden im Muster (*b. bilineatus* u. a. mit Dorsalflecken und schwarzen Streifen auf den Supralabialia) zeichnen sich diese Populationen durch mehr Schuppenreihen in der Körpermitte (31-37 Dorsalia) sowie Ventralia (208-218 resp. 202-208) aus; ♀♀ der Nominatrasse haben bis zu 77 Subcaudalia (GASC & RODRIGUES 1980, BEEBE 1946).

HOGE & LANCINI (1962), PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) und weitere Autoren geben als Erstzitat von *Cophias bilineatus* WIED'S (1825) 'Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien' an. Die Beschreibung erfolgte aber bereits in den Zusätzen und Berichtigungen zur 'Reise nach Brasilien ...' (WIED 1821; vgl. auch HOGE & ROMANO 1981). Etwas später bildete WIED (1824) die "grüne Kufie" erstmals ab und versah sie mit einer kurzen Diagnose; neben der Zeichnung ("auf der Höhe des Rückens zwei Reihen abwechselnder kleiner rostgelblicher Fleckchen, welche schwarz eingefasst sind; durch das Auge ein dunkeler Streif; Kiefferränder grüngelb, alle ihre Schuppen schwarz eingefasst") erwähnt der Beschreiber 210 Bauchschilder und 66 paarige Subcaudalia; gleichzeitig hält WIED (1824) fest, dass er diese Grubenotter in Brasilien nur einmal antraf. Anlässlich der Fahrt auf dem Peruhype nennt WIED (1820: 248) im Zusammenhang mit "schädlichen Arten" beiläufig einige Beispiele von Grubenottern, worunter die "grüne Viper" *Cophias bilineatus* "aus dem Geschlecht *Trigonocephalus*." Anlass zu dieser Bemerkung bildete sein von einer derartigen Giftschlange gebissener Hund, der durch sein ununterbrochenes Geheul die

Nachtruhe störte. Später (WIED 1825: 488) wird präzisiert, dass die fragliche Schlange im Januar 1816 in den Gebüschern um Viçosa (Marobá) gefunden wurde. Ein zweites Exemplar dieser Art mit 206 Ventrals und 71 Subcaudalia fand WIED (1825) "in Holland".

Bothriechis oligolepis (Werner, 1901)

Lachesis bilineatus var. *oligolepis* Werner, 1901: 13 ("Bolivien").

Lachesis peruvianus Boulenger, 1903: 354 ("La Oroya, Carabaya, southeastern Peru").

Lachesis chloromelas Boulenger, 1912: 423 ("Huancabamba, eastern Peru, above 3'000 ft.").

Bothriechis oligolepis, Schätti et al., 1990: 883.

Bothriechis oligolepis albocarinatus (Shreve, 1934) n. comb.

Trigonocephalus pulcher Peters, 1863: 672 ("Quito") nov. syn.

Bothrops albocarinata Shreve, 1934: 130 ("Pastaza River, from Canelos to the Marañon River").

Bothrops alticola Parker, 1934: 282 ("5 km east of Loja, Ecuador, 9'200 ft.").

Bothriopsis albocarinatus, Burger, 1971: 25.

Bothriechis albocarinata, Schätti et al., 1990: 877.

Bothriechis albocarinatus, Schätti & Kramer, 1991: 9.

19-21 Dorsalia, 161-181 Ventrals (161-176 bei ♂♂ und 173-181 bei ♀♀) und 54-66 (60-66 resp. 54-61) zumindest teilweise geteilte Subcaudalia. Maximale GL 552 + 107 mm (♂, BM 1946.1.19.26, Typus von *B. alticola*; Schwanz unvollständig) und 650 + 108 mm (♀, ZMB 3868, Typus von *T. pulcher*); SL/GL 0.16-0.17 und 0.12-0.14. Grundfärbung grüngelb bis dunkelgrün, mit Postorbitalstreif und zwei parallel verlaufenden Streifen auf dem Hinterkopf. 19-26 dorsale Querbänder oder Flecken, zuweilen mit gelb gesäumten Rändern; häufig mit gelben Sprenkeln auf dem Rumpf. Die Zeichnungsunterschiede resultieren aus dem Umstand, dass bei einigen Exemplaren (z. B. Typus von *alticola* und MHNG 2444.18) die Rückenflecken einheitlich schwarz sind (lediglich Kiele und einige Schuppenspitzen gelb), während die dorsalen Zeichnungselemente bei anderen Tieren durch zwei querverlaufende Bänder begrenzt werden, zwischen denen die grüne Grundfärbung vorherrscht.

Bothriechis o. albocarinatus ist aus den Provinzen Napo, Tungurahua (CAMPBELL & LAMAR 1992), Pastaza, Morona Santiago und Zamora Chinchipe sowie der Umgebung von Iquitos in Peru (MENESES 1974) bekannt. Auch der typische Fundort ("Río Pastaza") liegt möglicherweise auf peruvianischem Territorium. CAMPBELL & LAMAR (1992) melden diese Form aus "south-central Colombia" (Putumayo). Diese Viper lebt in feuchten Waldgebieten ('cloud forest' und 'upper rainforest') bis 2'000 m².

² CAMPBELL & LAMAR (1989) geben "500 to over 3'000 m" an (vgl. auch PÉREZ-SANTOS & MORENO 1991a, 1991b). Wahrscheinlich spielen die Autoren dabei auf die Höhenangabe bei PARKER (1934) an. Wir bezweifeln die Herkunft des Typus von *Bothrops alticola*; dieses Exemplar wurde wahrscheinlich entlang der Strasse von Loja nach Zamora gesammelt (SCHÄTTI et al. 1990).

BEMERKUNGEN. Die Untersuchung des Typenmaterials von *Bothrops albocarinata* Shreve und *B. alticola* Parker brachte verschiedene unkorrekte Angaben in den Originalbeschreibungen (Anzahl der Interocularia und Ventralia, Kontakt des Suboculare mit den Labialschildern usw.) zu Tage (SCHÄTTI et al. 1990). Diese Art zeichnet sich durch eine beträchtliche Variabilität in der Ausprägung der Subcaudalia (einfach oder getrennt), der Anordnung und Zahl zirkumocularer Schuppen oder der Internasalia usw. aus. Der Typus von *albocarinatus* besitzt ein Lacunolabiale, welches vom dritten Supralabiale (dem zweiten in allen anderen Exemplaren) gebildet wird. Geographisch variable Ventralwerte, intraspezifische Unterschiede in der Anzahl Schuppenreihen in der Körpermitte und eine beträchtliche Variabilität der Kopfbeschuppung sind bei neotropischen Grubenottern allerdings an der Tagesordnung (Tab. 1).

TABELLE 1.

Morphologische Merkmale der Gattungen *Bothriechis* (*B. bilineatus smaragdinus*, *oligolepis albocarinatus*, *p. punctatus*, *p. mahnerti*, *schlegelii*, *taeniatus*), *Bothrops* (*B. a. atrox*, *a. xanthogrammus*, *brazili*, *lojanus*) und *Porthidium* (*P. almawebi* n. sp., *hyoprora*, *lansbergii arcosae* n. ssp., *microphthalmum*, *nasutum*). Abkürzungen: *Den* (Zähne im Unterkiefer [Dentale]), *IKG* (Infralabialia in Kontakt mit Gularia), *Ila* (Infralabialia), *ISO* (Intersupraocular-Reihen), *Lal* (Vorkommen [+] resp. Fehlen [-] eines Lacunolabiale), *Pal* (Zähne im Palatinum), *Pty* (Zähne im Pterygoid), *SGV* (Anzahl Schuppenreihen zwischen Gularia und erstem Ventrale), *SIn* (Schuppenreihen zwischen den Internasalia), *Sla* (Supralabialia). Material vgl. Appendix.

	SIn	ISO	Sla	Lal	Ila	IKG	SGV	Pal	Pty	Den
<i>Bothriechis</i>										
<i>b. smaragdinus</i>	0	5-7	7-8	+	9-11	3	4-7	5-6	20-24	17-18
<i>o. albocarinatus</i>	0-2	5-9	7-9	+	8-11	2-4	3-6	5	16	17-19
<i>p. punctatus</i>	0-1	5-7	7-8	+	10-11	2-4	4-6	4	14-15	16-17
<i>p. mahnerti</i>	0-2	6-8	6-8	+	9-13	1-3	3-6	3-4	13-16	14-16
<i>schlegelii</i>	2-6	5-10	7-10	+	8-12	1-3	3-8	3-5	15-18	15-18
<i>taeniatus</i>	0	3-8	7	+	8-11	2-4	4-8	4	15-17	16-17
<i>Bothrops</i>										
<i>a. atrox</i>	0-2 (3)	4-11	6-8	+	8-12	2-4	3-6	4-5	13-18	14-19
<i>a. xanthogrammus</i>	0-2	3-9	6-8	+	8-12	2-4	3-6	3-4	15-18	15-17
<i>brazili</i>	0.1	5-8	7-9	+	8-11	1-3	4-6	3-4	14-15	13-15
<i>lojanus</i>	0	3-5	7	+	8-9	3-4	4-5	4-5	13	12-13
<i>Porthidium</i>										
<i>almawebii</i> n. sp.	1(0)	4-9	7-8	+(-)	8-10	2-3	2-5	4-5	16-18	13-15
<i>hyoprora</i>	1-4	4-7	7-8	-	8-10	2-3	3-6	4	13-15	14-16
<i>l. arcosae</i> n. ssp.	0	5	9	-	12	4	4	2	11	-
<i>microphthalmum</i>	1-3	5-7	6-9	-	8-11	2-4	3-6	4-5	14	14-15
<i>nasutum</i>	0-2	5-8	8-10	-	9-12	3	1-2	2	10-11	12-13

PARKER (1934) und SHREVE (1934) betrachteten *chloromelas*, *oligolepis* und *peruvianus* als nächstverwandte Formen (vgl. auch BOULENGER 1912). *Lachesis chloromelas* wurde seit langem als Synonym von *oligolepis* betrachtet (z. B. WERNER 1922, DUNN 1946), während *peruvianus* stets als valide Art galt (GRIFFIN 1916, AMARAL 1930a, BURGER 1971 etc.). Obwohl der Typus von *oligolepis* zerstört ist (OBST 1977), gibt die Beschreibung durch WERNER (1901: "Oben grün mit einigen

schwarzen Flecken auf Kopf und Nacken und gelben Querbinden auf dem Rumpfe") einen recht klaren Eindruck des Tieres. Die frappante Ähnlichkeit mit *albocarinatus* belegen die Abbildungen in CAMPBELL & LAMAR (1989: figs 153-154).

Die in Peru südlich der Depression von Huancabamba über die Cordillera Central und die Cordillera de Carabaya bis ins angrenzende Bolivien (WERNER 1926, DUNN 1946) vorkommenden Populationen gehören zu *o. oligolepis*³. Gemäss den Angaben bei CAMPBELL & LAMAR (1989) lassen sich die beiden Rassen auf Grund der Dorsalia in der Körpermitte und der Ventralia (23-25 resp. 178-196 in *o. oligolepis*) sowie der Anzahl Rückenflecken resp. Querbänder (Nominatrasse mit bis zu deren 40) auseinanderhalten. Offenbar weist ein von uns nicht untersuchtes Exemplar vom Río Bobonaza 23 Dorsalia in der Körpermitte auf (CAMPBELL & LAMAR 1992). Färbung und Zeichnung des Typenmaterials von *peruvianus* (BM 1946.1.19.27) und *albocarinatus* (MCZ 36989) sind praktisch identisch. Der Typus von *oligolepis* (♀) misst 685 + 120 mm. Für *peruvianus* geben CAMPBELL & LAMAR (1989) eine maximale GL von knapp 1 m.

Die hier skizzierten systematischen Folgerungen erlauben keine abschliessende Klärung des Problems, da es sich beim Typus von *Trigonocephalus pulcher* Peters (Fig. 1) um ein älteres Synonym von *B. o. albocarinatus* handelt. Entgegen der Bemerkung bei PETERS (1960) lag der ursprünglichen Beschreibung von *T. pulcher* durch seinen deutschen Namensvetter (PETERS 1863) nur ein Exemplar (ZMB 3868, coll. Reinburg) und nicht "3 syntypes" zu Grunde. Der Typus hat 173 Ventralia, 61 grösstenteils geteilte Subcaudalia (viertes bis sechstes unpaar), 21 Dorsalia in der Körpermitte, 7-8 Supralabialia und 6 Längsreihen von Schuppen zwischen den Supraocularschildern. Aus Gründen der Stabilität verzichten wir an dieser Stelle auf die nach einer strengen Auslegung der Prioritätsregeln erforderlichen Namen *B. p. pulcher* und *B. p. oligolepis*. Dies nicht zuletzt deshalb, weil mangels Synonyme weder eine Beschreibung noch ein Typus für die bislang als 'pulcher' bezeichnete Art vorhanden ist, und für letztere ein neuer Name (*P. almawebi*) eingeführt wird. Die sauberste Lösung dieses Problems bestünde unserer Ansicht nach in einem Antrag an die Internationale Kommission für Nomenklatur zur Unterdrückung des Namens *Trigonocephalus pulcher* Peters, 1863. Nur dadurch kann weiterer Verwirrung sinnvoll Einhalt geboten werden.

³ Die Herkunft des Typenmaterials von *L. chloromelas* (Huancabamba, drei Exemplare) ist fraglich (vgl. Brief von T. Barbour vom 17. November 1916 in den Archiven des BM). Das Material stammte von W. J. H. Rosenberg, der es von einem seiner Sammler (E. Boettger) erhielt. In einem Brief vom 8. Dezember 1916 an G. A. Boulenger hält Rosenberg eine Verwechslung der Fundorte für denkbar, und deutet an, dass die Tiere wahrscheinlich aus Oxapampa stammen. Möglicherweise ist auch die Herkunftsangabe ('La Oroya, Carabaya') des Typus von *L. peruvianus* falsch (CARILLO 1983). Für *oligolepis* vermuten CAMPBELL & LAMAR (1989) eine Höhenverbreitung zwischen 1'000-2'000 m. ü. M.

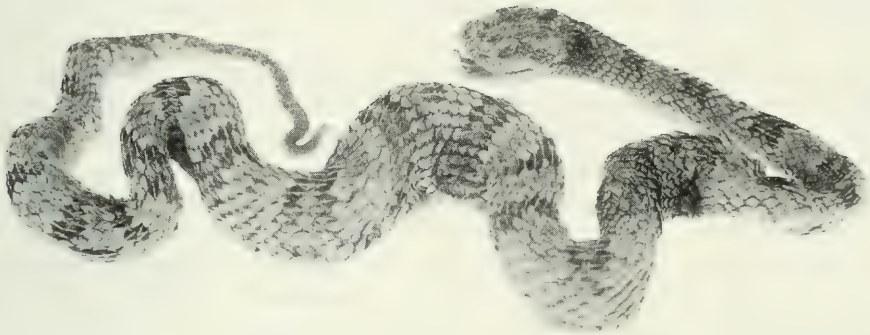


FIG. 1.

Typus von *Trigocephalus pulcher* Peters (ZMB 3868). Photo C. Ratton.

Bothriechis p. punctatus (GARCIA, 1896)

Lachesis punctata García, 1896: 31, pl. 8 (Montañas del [Río] Dagua, Kolumbien).

?*Thanatos montanus* Posada, 1889a: 48 (Montañas de Antioquia, 2'200 m, Kolumbien).

Lachesis Monticellii Peracca, 1910: 2 ("America tropicale").

Bothrops leptura Amaral, 1923: 102 (Cana [= Cañas], Panama, 3'000 ft.) [NICÉFORO 1929].

Bothriopsis punctata, Burger, 1971: 37.

B.[othriechis] punctata, Schätti et al., 1990: 883.

B.[othriechis] punctatus, Schätti & Kramer, 1991: 9.

Bothriopsis punctata (partim), Campbell & Lamar, 1992: 23.

25-29 Dorsalia, 186-199 Ventrals (186 beim ♂, 191-199 bei ♀♀) und 80-87 (81 resp. 80-87) grössenteils geteilte Subcaudalia. Das einzige von uns untersuchte ♂ (EPN 3033) misst 525 + 75 mm; maximale GL für ♀♀ 890 + 185 mm (USNM 20630), SL/GL 0.13-0.19. Die Grundfärbung ist hellbraun bis grünlich braun, mit jederseits drei Reihen Flecken, die zuweilen quer verlaufende, hell gerandete Bänder bilden. Jungtiere besitzen eine auffallend helle Färbung des Schwanzes, die über die

Hälfte der Länge dessen einnimmt und bis zur Spitze verläuft (PÉREZ-SANTOS & MORENO 1991b: fig. 134).

Es handelt sich um eine relativ seltene Form, welche das pazifische Flachland und die Küstengebirge vom südlichen Panama über das westliche Kolumbien bis nach NW Ecuador bewohnt. Gemäss PÉREZ-SANTOS & MORENO (1991a) kommt diese Art bis 2'500 m. ü. M. vor.

BEMERKUNGEN. Für Material aus Kolumbien gibt RENJIFO (1979) 195-211 resp. 200-213 Ventralia sowie 70-95 und 80-90 Subcaudalia (vgl. auch NICÉFORO 1939). Nach CAMPBELL & LAMAR (1989) erreicht *punctatus* über 1,5 m. Diese Grubenotter verfügt wie *B. taeniatus* über besonders lange Giftzähne (AMARAL 1927).

Im Falle von Exemplaren mit einer Zeichnung aus Querbändern ist die Unterscheidung von Mahnerts Palmviper auf Grund der Subcaudalia problemlos. Letztere verfügt mit 67-73 Subcaudalia über deutlich tiefere Werte als *p. punctatus* aus Ecuador; kolumbianische Tiere lassen sich gegenüber *p. mahnerti* mittels der Ventralia (über 195, 188 oder weniger in *mahnerti*) abgrenzen.

***Bothriechis punctatus mahnerti* Schätti & Kramer, 1991 n. comb.**

Bothriechis mahnerti Schätti & Kramer, 1991: 10 (Las Pampas, Cotopaxi, Ecuador).

Bothrops osbornei Freire, 1991: 3 (Sacramento, Pallatanga, Chimborazo, Ecuador).

Bothriopsis punctata (partim), Campbell & Lamar, 1992: 23.

25-27 Dorsalia, 175-188 Ventralia (175-188 bei ♂♂ und 179-186 bei ♀♀), 66-73 (66-71 resp. 69-73) paarige Subcaudalia. Längstes ♀ 827 + 130 mm; SL/GL 0.16-0.18 und 0.15-0.17 (vgl. Bemerkungen). Adulte Exemplare sind gelbbraun bis dunkelbraun, mit nach hinten offener hufeisenförmiger Kopfzeichnung und 15-18 dorsalen Querbändern; letztere umfassen in Längsrichtung 5-7 Schuppenreihen und sind durch schmale dunkle Ränder eingfasst, die von der Höhe der dritten Schuppenreihe gegen den Rücken verlaufen. Jungtiere weisen eine gelbe (gelbbraune) Grundfärbung auf und die schwarzen Ränder der Querzeichnung sind deutlicher ausgeprägt als bei erwachsenen Exemplaren. Bei letzteren ist die Grundfärbung im Vergleich zum Jugendkleid verdüstert.

Mahnerts Palmviper ist nur von der pazifischen Andenabdachung in Ecuador (ausser dem Nordwesten) und aus der Umgebung von Tumbes in Peru bekannt (vgl. auch *B. p. punctatus*). Die Fundorte liegen von Meereshöhe (Tumbes) bis gegen 2'000 m (Las Pampas, Pallatanga). Unsere Exemplare wurden in geschlagenen Bäumen, auf Büschen sowie im Unterholz unter vermodernden Blättern angetroffen. Die einzige andere in dieser Region vorkommende Greifschwanz-Grubenotter ist *B. schlegelii*.

BEMERKUNGEN. Der männliche Paratypus von *B. osbornei* (no. 2186) misst 1134 + 195 mm und ist "bleifarben schwärzlich" (FREIRE 1991: "plomizo negrusco"). Ein als juvenil bezeichnetes ♀ (no. 1925) mit 827 + 130 mm ist mit Sicherheit geschlechtsreif. Möglicherweise handelt es sich beim höchsten angegebenen Ventral-

wert (198) der Typenserie von *osbornei* (no.2234) um einen Druckfehler. Zur Abgrenzung gegenüber der Nominatform vgl. oben.

KOMMENTAR. Im Frühjahr 1990 traf sich der eine Autor (E. K.) in Guayaquil mit A. Freire. Letzterer zeigte ihm eine Grubenotter, von der er nicht wusste, worum es sich handelte. Dabei wurde dem ecuadorianischen Kollegen mitgeteilt, dass wir an der Beschreibung dieser neuen Form arbeiteten, und das Manuskript kurz vor dem Abschluss stehe. Im November erhielt er von uns eine Kopie der Druckfahne und einige zusätzliche Informationen. Nach Zusendung der definitiven Arbeit (SCHÄTTI & KRAMER 1991) liess er uns am 8. April 1991 kurz und lakonisch wissen, dass diese Art von ihm bereits beschrieben sei. Unsere Bitte um Zusendung der Arbeit und Ausleihe des Typenmaterials von *osbornei* (und *campbelli*) im Mai 1991 blieb ohne Antwort.

Im Juli nahmen wir telefonisch Kontakt mit der Technischen Universität von Machala auf. Statt einem Original besagter Arbeit erhielten wir wiederum nur eine teilweise kaum lesbare Photokopie, deren Titelblatt u. a. einen offiziellen Briefkopf, einen von Hand (wahrscheinlich mit Tusche) geschriebenen Titel sowie mit Schreibmaschine getippte Legenden zu zwei Zeichnungen (unvollständige Dorsalansichten von Köpfen) aufweist. Die im Text angesprochenen Abbildungen fehlen teilweise. Als Publikationsdatum figuriert der "2 de Febrero/91", ein Wochenende! Die erste Nummer des 98. Bandes der 'Revue Suisse de Zoologie' wurde im März 1991 versandt. Wie unsere Abklärungen in amerikanischen Museen ergaben, ist FREIRES (1991) Plagiat mit Sicherheit nicht vor April 1991 fertiggestellt worden. Die Gültigkeit derart aufgemachter Arbeiten ist zweifelhaft, und das an den Tag gelegte Verhalten schlicht skandalös aber leider keineswegs einmalig (GÉRY 1991). Unserer Ansicht nach handelt es sich bei FREIRES (1991) Beitrag um eine Arbeit ohne nomenklatorische Bewandnis (vgl. auch CAMPBELL & LAMAR 1992: 20).

Bothriechis schlegelii (Berthold, 1846)

Trigonocephalus schlegelii Berthold, 1846: 42 (Popayán, Kolumbien).

T.[eleuraspis] Schlegeli, Cope, 1860a: 338.

Lachesis nitidus Günther, 1859: 414, pl. XX, fig. C ("Western Andes of Ecuador").

B.[othrops] Schlegeli, Jan, 1863: 127.

Bothrops (*Teleuraspis*) *nigroadspersus* Steindachner, 1870: 348, Taf. VIII ("Central-Amerika").

Thanatos torvus Posada, 1889a: 48 (Antioquia, Kolumbien) [BLANCHARD 1889].

Thanatophis torvus, Posada, 1889b: 345.

Bothriechis schlegelii, Günther, 1895: 189.

Thanatophis colgadora García, 1896: 27, pl. 6 (Montañas del Cauca, Kolumbien).

Bothrops schlegelii supraciliaris Taylor, 1954: 791, fig. 39 (San Isidro del General, San José, Costa Rica).

Bothriechis schlegeli nigroadspersus, Burger, 1971: 39.

21-25 Dorsalia, 133-158 Ventralia (140-155 bei ♂♂ und 133-158 bei ♀♀) und 49-67 (54-67 resp. 49-63) Subcaudalia, die von wenigen Ausnahmen abgesehen

(z. B. MHNG 1329.67) ungeteilt sind. Maximale GL 510 + 102 mm (♂, MHNG 2444.12) und 530 + 110 mm (♀, MHNG 2398.23); SL/GL 0.17-0.20 resp. 0.15-0.19. WERNER (1909) gibt für ♀♀ aus Ecuador bis 168 Ventralia an und verzeichnet eine maximale GL von 800 mm.

Die Färbung ist äusserst vielfältig. Am häufigsten sind grünliche bis grauolivene Tiere. Nach ORCÉS (1948) kommen vereinzelt Exemplare mit gelber Grundfärbung vor. PÉREZ-SANTOS & MORENO (1991b: fig. 135) bilden eine melanotische 'Augenbrauen-Viper' ab. In der Regel mit dunkler (grauer, brauner oder schwarzer) Dorsalzeichnung aus 19-24 Flecken oder mit Zick-Zack Band und schwarz umrandeten Tupfern zu beiden Seiten der Vertebraallinie; zumindest einige der untersuchten Tiere sind praktisch einfarbig grün und zeigen lediglich feine schwarze Spritzer auf den Dorsalia. Die beiden untersten Reihen in der Regel mit gelben oder weissen Flecken; diese verschmelzen gelegentlich und bilden eine durchgehende Ventrolaterallinie. Unterseite einfarbig (gelb, grün oder grau), dunkel gesprenkelt oder mit gelbem Längsstrich in der Mitte. Exemplare der Pazifikküste und Andenausläufer haben oft gelbe Makel zwischen der dunklen Dorsalzeichnung oder weisen auf der hinteren Körperhälfte schmale rosafarbene oder weissliche Querbänder auf (CAMPBELL & LAMAR 1989). Für weitere Angaben zur Zeichnung vgl. AMARAL (1927), DANIEL (1959) und WERMAN (1984a).

B. schlegelii lebt zur Hauptsache in feuchten Waldgebieten von Chiapas (Mexiko) bis in den äussersten Westen von Venezuela und den pazifischen Teil Ecuadors (Cotopaxi, Los Rios, Guayas); kürzlich wurde diese Art aus dem Grenzgebiet zu Peru (Umgebung von Tumbes, El Oro) gemeldet (CAMPBELL & LAMAR 1992). HOGE & LANCINI (1962) vermerken Vorkommen im Trockenwald um Ureña (Venezuela, Táchira, ca. 400 m ü. M.). In den Anden erreicht *schlegelii* Höhen von über 2'500 m ü. M. WERNER (1909) erwähnt ein Exemplar aus dem Amazonasgebiet (Napo). Obwohl sich auch in unserer Sammlung zwei ♀♀ (MHNG 2248.1 und 2444.15) befinden, die angeblich aus dem östlichen Teil von Ecuador stammen, halten wir solche Vorkommen für zweifelhaft, und glauben, dass eine Verwechslung der Fundorte vorliegt. Bei 70% unseres Materials (MHNG) handelt es sich um ♀♀.

Bothriechis taeniatus (Wagler, 1824)

- Bothrops taeniatus* Wagler, 1824: 55, Taf. XXI, Fig. 3 ("ad flumen Amazonum").
Bothrops Castelnaudi Duméril, Bibron & Duméril, 1854: 1511 (Goiás, Brasilien [GUICHENOT 1855]).
T.[elewaspis] Castelnau (sic), Cope, 1860a: 339.
Bothriëchis castelnau (sic), Cope, 1860b: 345.
Bothriopsis quadriscutatus Peters, 1861: 359 ("Quito").
 ?*Thanatos montanus* Posada, 1889a: 48 (Montañas de Antioquia, 2'200 m, Kolumbien).
Bothrops castelnaudi, Amaral, 1930b: 234.
Bothrops lichenosa Roze, 1958: 308 (Cerro de Chimantá-Tepui, Bolívar, Venezuela).
Bothriopsis quadricarinatus (sic), Hoge, 1966: 118 (lapsus calami, gemeint ist *B. quadriscutatus* Peters).
Bothriopsis castelnaudi quadriscutata, Burger, 1971: 38.

Bothrops castelnaudi lichenosus, Hoge & Hoge-Romano, 1981.

Bothriopsis taeniata, Campbell & Lamar, 1989: 178.

B.[othriechis] taeniata, Schätti et al., 1990: 883.

B.[othriechis] taeniatus, Schätti & Kramer, 1991: 9.

25-27 Dorsalia, 228-246 Ventralia (228-242 bei ♂♂ und 239-246 bei ♀♀), 76-86 (76-86 resp. 80-83) grösstenteils ungeteilte Subcaudalia. Maximale GL für ♂♂ 1000 + 170 mm (MZUT 1445), grösstes ♀ 470 + 77 mm (MHNG 2398.20, subadult); SL/GL 0.14-0.17 resp. 0.14-0.15. PERACCA (1897) meldet 234 Ventralia bei einem ♀ vom Río Zamora (Morona Santiago). Färbung und Zeichnung sind bei *B. taeniatus* ziemlich variabel. Häufig herrschen Grüntöne vor, und es sind zwei Reihen von Flecken (dorsal, lateral) vorhanden, die zu unregelmässigen Bändern verschmelzen. Charakteristisch für diese Art sind der gesprenkelte Habitus und paraventrale weisse Tupfer entlang der untersten Dorsalreihen.

Castelnauds Viper kommt im Amazonasgebiet von Kolumbien und den Guayana-Staaten über Brasilien (südlich bis W Maranhão, Pará, Amazonas und Rondônia) bis nach N Bolivien (Beni, Pando) vor. Das Areal ist praktisch identisch mit jenem von *B. bilineatus*, ausser den isolierten Vorkommen letzteren entlang der Atlantikküste in Brasilien. FUGLER & WALLS (1978) erwähnen Material aus Pastaza und betrachten diese Art als "relatively common". Ein Exemplar aus 'Zamora' (BM 1933.6.24.114) stammt aus ca. 1'000 m ü. M. (PARKER 1938). CAMPBELL & LAMAR (1989) melden diese Grubenotter bis knapp 2'000 m. Hinweise zur Biologie finden sich bei CUNHA & NASCIMENTO (1975a, 1975b, 1978, 1982), HENDERSON et al. (1979) und DIXON & SOINI (1986).

BEMERKUNGEN. RENJIFO (1979) meldet für Kolumbien höhere Ventralwerte (247-252 resp. 253) und 72 Subcaudalia für ein ♀. Ein ♂ aus La Pedrera weist 91 Subcaudalia auf (AMARAL 1935a). CUNHA & NASCIMENTO (1982) geben für brasilianische Exemplare 23-29 Dorsalia in der Körpermitte, bis 243 Ventralia bei einem ♂ aus Maranhão, 231-241 Ventralia für ♀♀ aus Pará sowie 70-79 resp. 71-73 Subcaudalia.

CUNHA & NASCIMENTO (1978) und HOOGMOED & GRUBER (1983) stellten klar, dass *B. taeniatus* Wagler der älteste verfügbare Name für diese Art ist. Die Herkunft des Typenmaterials von *Bothriopsis quadriscutatus* ("Quito") ist mit Sicherheit falsch (PETERS 1955). BOULENGER (1896) stellte dieses Taxon in die Synonymie von *castelnaudi* D., B. & D. Die dürftigen Angaben bei POSADA (1889a, 1889b) erlauben keine eindeutige Zuordnung von *Thanatos* (resp. *Thanatophis*) *montanus*. Auf Grund der Höhenangabe ("2'200 m") stellte BLANCHARD (1889) dieses nominelle Taxon zu *taeniatus* (als *B. quadriscutatus*); möglicherweise handelt es sich aber um ein Synonym von *p. punctatus* García. Schwer nachvollziehbar ist das bizarre systematische Konzept von BURGER (1971), der nicht weniger als vier Rassen (u. a. *quadriscutatus* und den rätselhaften *plorator*) berücksichtigt. Die Synonymisierung von *B. lichenosa* Roze mit *taeniatus* (als *castelnaudi*) stammt von CUNHA & NASCIMENTO (1975a). CAMPBELL & LAMAR (1989) werten den nur vom Typus bekannten *lichenosus* als valide Subspezies.

Bothrops Wagler, 1824

Bothrops Wagler, 1824: 50. Typische Art: *Coluber lanceolatus* Lacépède [FITZINGER, 1843].

Rhinocerophis Garman, 1881: 85. Typische Art: *R. nasus* Garman (= *B. ammodytoides* Leybold).

SCHLÜSSEL FÜR ECUADORIANISCHE FORMEN VON BOTHROPS:

- 1) weniger als 155 Ventralia und 45 Subcaudalia, GL meist unter 600 mm *B. lojanus*
- über 170 Ventralia und 49 Subcaudalia, maximale GL weit über 1000 mm 2
- 2) Postocularstreifen fehlend oder schwach ausgebildet *B. brazili*
- Postocularstreifen deutlich ausgeprägt 3
- 3) Dorsalzeichnung mit viereckigen lateralen Elementen *B. a. atrox*
- Dorsalzeichnung dreieckig resp. x-förmig *B. atrox xanthogrammus* n. comb.

Bothrops atrox (Linnaeus, 1758)

Diese Art ist in grossen Teilen ihres Verbreitungsgebietes von Tamaulipas in Mexiko bis Südamerika eine der häufigsten Schlangen schlechthin (DUNN 1949, HENDERSON et al. 1979). Als südlichste gesicherte Vorkommen melden CAMPBELL & LAMAR (1989) N Bolivien (bis ca. 15° südl. Br.). Frühere Autoren (z. B. AMARAL 1925) geben die Verbreitungsgrenze auf der Höhe von ca. 23° S an. Diese Populationen gehören zu *B. moojeni* Hoge. Dessen ungeachtet melden WILSON & MEYER (1985) *atrox* bis nach Argentinien⁴.

Es handelt sich um eine riesige Grubenotter (bis knapp 2,5 m gemäss WILSON & MEYER 1985), die für eine grosse Zahl zum Teil fatal verlaufender Bissfälle verantwortlich ist. *B. atrox* kommt in verschiedensten Habitaten vor, und v. a. Jungtiere und subadulte Exemplare sind nicht selten auf Büschen und niederen Bäumen anzutreffen. CUNHA & NASCIMENTO (1982) und HIRTH (1964) melden ein Überwiegen weiblicher Exemplare; dieser Feststellung können wir auf Grund des von uns untersuchten Materials nicht beipflichten. Zumindest gewisse Populationen resp. Individuen weisen eine grosse Zahl von Nachkommen (bis 86 Jungtiere pro Wurf) auf (MARCH 1928, STUART 1948, HIRTH 1964, DIXON & SOINI 1986, SOLORZANO & CERDAS 1989).

⁴ Vor allem in Brasilien kommen mehrere angeblich gute Arten vor, die nur schwer von *atrox* zu unterscheiden sind. VANZOLINI (1986) bemerkt zu recht, dass deren Identifizierung "(...) frequently depends on color pattern". Ob allerdings eine sichere Zuordnung mittels "reliably identified specimens and good photographs" möglich ist, und welche systematische Bedeutung dem Zeichnungsmuster zukommt, möchten wir für den '*atrox-jararaca-moojeni* Komplex' vorläufig dahingestellt lassen.

Ein seit langem umstrittenes Thema betrifft den systematischen Status zentralamerikanischer Populationen, und insbesondere die Validität von *Bothrops asper* (Garman). SMITH (1938) bspw. stellte Exemplare von der Halbinsel Yucatan zu *atrox*. Ohne Angabe von Gründen änderte TAYLOR (1954) seine frühere Ansicht (TAYLOR 1951) und ordnete Exemplare aus Costa Rica zu *B. atrox asper*. Gemäss AMARAL (1955a) kommt *asper* jedoch kein Rassenstatus zu (vgl. auch NEILL 1965, VILLA 1984, WILSON & MEYER 1985 etc.). BURGERS (1971) Ansicht zu dieser Thematik ist schlichtweg unklar: einerseits stellt er *asper* in die Synonymie von *B. atrox* (p. 26), während er an anderer Stelle (p. 124) die beiden Taxa als valide Arten aufführt. HOGE (1966), PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970), ARAGON et al. (1977), WERMAN (1992) und andere Autoren betrachten *asper* und *atrox* als gute Arten. Diese Ansicht vertreten auch CAMPBELL & LAMAR (1989); sie begründen ihre Meinung mit angeblichen Unterschieden in der Zeichnung (Postocularstreifen und Form der Dorsalflecken). Gemäss diesen beiden Autoren wird die Pazifikabdachung in Ecuador von *asper* bewohnt, während *atrox* im Amazonasgebiet vorkommt.

Nach Auswertung von über 250 Exemplaren aus dem gesamten Verbreitungsgebiet (vgl. Appendix) sind wir zur Überzeugung gelangt, dass *asper* und *atrox* als Synonyme zu betrachten sind. Gewisse Merkmale weisen regionale Unterschiede auf (Tab. 2, vgl. auch SCHMIDT & WALKER 1943, RENJIFO 1979, GASC & RODRIGUES 1980, JOHNSON & DIXON 1984, DIXON & SOINI 1986). Vor allem in Brasilien kommen Exemplare resp. Populationen mit deutlich tieferen Werten bei den Ventralia (175 für ♂♂, 177 bei ♀♀) und Subcaudalia (52 resp. 51) vor, als bei unserem zur Hauptsache aus Goiás und Maranhão stammenden Material (SL/GL 0.12-0.15 resp. 0.10-0.15). Für Tiere aus Mittelamerika melden andere Autoren zum Teil noch extreme Werte für die Ventralia (188-221) und Subcaudalia (56-77 Subcaudalia) als sie von uns ermittelt wurden (z. B. SCHMIDT & ANDREWS 1936, SMITH 1938, STUART 1935, STUART 1948, WILSON & MEYER 1985).

Die höchsten festgestellten Dorsalwerte bei Festland-Populationen betragen 29 (vgl. u. a. GAIGE et al. 1927, STUART 1948, TEST et al. 1966, CUNHA & NASCIMENTO 1982). Für zwei Exemplare ohne genauen Fundort (Typen von *B. cinereus* Gray und *B. megaera* Shaw [non Wagler]) gibt BOULENGER (1896) 31-33 Schuppenreihen in der Körpermitte und 225-229 Ventralia an. GARMAN (1887, als *Trigonocephalus lanceolatus*) und AMARAL (1925) melden als maximale Werte 31-33 Dorsalia und 217-231 Ventralia bei Tieren aus Martinique und Tobago. CAMPBELL & LAMAR (1989) bezweifeln ein Vorkommen auf Tobago. Für Martinique melden sie *B. lanceolatus* (Lacépède) als einzige Grubenotter; diese Form besitzt 29-33 Dorsalia, 208-240 Ventralia und 55-72 Subcaudalia (BOULENGER 1896, PROCTER 1918, HOGE 1953, AMARAL 1955a). Möglicherweise unterscheiden sich *atrox* und *lanceolatus* auch in der Bezahnung; während ersterer 3-5 Zähne im Palatinum und deren 13-18 auf dem Pterygoid aufweist, sind bei *lanceolatus* zwei resp. 10-11 Zähne vorhanden (BRATTSTROM 1964).

Obwohl innerhalb des Gesamtareals neben der Färbung auch das Zeichnungsmuster recht variabel ist, lassen sich zumindest die beiden geographisch getrennten Vorkommen zu beiden Seiten der Anden in Ecuador und im südlichen Kolumbien gut

TABELLE 2.

Geographische Variation bei *Bothrops atrox* aus Mittelamerika (A), West Ecuador und W Kolumbien (B), restliches Kolombien, Venezuela und Guyana-Staaten (C), Ost Ecuador und Peru (D), Nordost Brasilien [Goiás, Maranhão] (E). Angegeben sind Streuung, Stichprobengrösse, Mittelwert und Standardabweichung. Die Gruppen C und E enthalten einige verwertbare Literaturdaten (AMARAL 1925, JOHNSON & DIXON 1984, CUNHA & NASCIMENTO 1982). SL/GL: Verhältnis von Schwanz- zu Gesamtlänge.

Dorsalia in Körpermitte	25-29 (13) 26,6±1,3	23-29 (128) 25,7±1,2	25-29 (25) 25,2±1,2	23-29 (52) 25,3±1,1	23-27 (40) 25,2±0,7
Ventralia ♂♂	195-218 (4) 209±10,1	183-199 (63) 193±3,9	189-212 (10) 199±8,8	188-205 (31) 198±4,1	188-201 (22) 195±3,1
Ventralia ♀♀	196-217 (9) 208±7,9	185-200 (66) 195±3,2	193-216 (15) 200±7,8	194-211 (21) 202±4,9	194-213 (18) 200±5,9
Subcaudalia ♂♂	61-68 (4) 67,5±0,6	57-73 (63) 66,1±3,1	65-73 (10) 69,2±3,2	63-77 (28) 71,2±3,0	62-72 (21) 67,1±2,9
Subcaudilia ♀♀	61-68 (9) 63,8±2,9	56-71 (64) 64,1±2,1	54-66 (14) 61,6±3,2	57-72 (21) 65,0±2,9	54-64 (18) 58,9±3,0
Zeichnungselemente pro Körperseite	17-25 (9) 22,4±3,6	15-23 (95) 18,5±1,6	17-23 (19) 20,6±1,4	16-24 (20) 19,6±2,6	14-20 (40) 17,5±1,2
Zähne im Palatinum	4-5 (4) 4,8±0,5	3-4 (8) 3,6±0,5	4-5 (7) 4,6±0,5	4-5 (8) 4,4±0,5	4-5 (8) 4,5±0,5
Zähne im Pterygoid	16-17 (4) 16,8±0,5	15-18 (8) 16,5±1,2	15-18 (7) 16,3±1,1	15-17 (8) 15,8±0,7	13-18 (8) 15,9±1,4
Zähne im Dentale	17-19 (4) 17,3±0,5	15-17 (8) 15,6±0,7	15-18 (7) 16,8±1,4	15-17 (8) 16,4±0,7	14-17 (8) 15,6±0,9
SL/GL ♂♂	0,13-0,15 (4)	0,13-0,17 (62)	0,14-0,16 (11)	0,14-0,17 (25)	0,15-0,16 (21)
SL/GL ♀♀	0,12-0,14 (9)	0,12-0,15 (63)	0,12-0,15 (14)	0,13-0,15 (14)	0,13-0,15 (18)

trennen: Tiere aus dem pazifischen Teil besitzen ein Muster aus querliegenden dreieckigen Elementen zu beiden Seiten der Rückenlinie, deren Spitzen gegeneinander versetzt sind oder median zusammenstossen (x-förmig, Fig. 2); bei Exemplaren aus dem Amazonasgebiet sind die Dorsalflecken viereckig (vgl. auch RENJIFO 1979). Zwischen diesen beiden Formen bestehen offenbar auch Unterschiede im Temperament, indem Exemplare aus dem Amazonasgebiet leichter erregbar sind als die relativ friedfertige westliche Rasse (ORCÉS 1948).

Bothrops a. atrox (Linnaeus, 1758)

Coluber atrox Linnaeus, 1758: 222 ("Asia"; Surinam [SCHMIDT & WALKER 1943]).

Bothrops furia Wagler, 1824: 52, Taf. XX ("ad flumen Amazonum").

Bothrops leucurus Wagler, 1824: 57, Taf. XXII, Fig. 2 (Bahía, Brasilien).

Bothrops Sabinii Gray, 1842: 47 (Demerara [= Georgetown], Guyana).



FIG. 2.

Bothrops atrox xanthogrammus (lebendes Exemplar) aus Salango, Manabí, Ecuador.

Bothrops subscutatus Gray, 1842: 47 (Demerara, Guyana).

Trigonocephalus colombiensis Hallowell, 1845: 246 ("Republic of Colombia, within 200 miles of Caracas") [JOHNSON & DIXON 1984].

Bothrops affinis Gray, 1849: 7 (Berbice, Demarara).

Trigonocephalus asper Garman, 1883: 124 (Obispo, Darién, Panama).

Bothrops atrox septentrionalis Müller, 1885: 699 (Costa Grande, Guatemala).

Lachesis lanceolatus (partim), Boulenger, 1896: 535.

Lachesis atrox (partim), Boulenger, 1896: 537.

Bothrops marajoensis Hoge, 1966: 123 (Severino, Insel Marajó, Pará, Brasilien).

Bothrops isabelae Sandner-Montilla, 1979: 3 (Guanara, Portuguesa, Venezuela).

Bothrops lanceolatus aidae Sandner-Montilla, 1981: 4 (Agua Blanca, Guatopo, Miranda, Venezuela).

Bothrops asper (partim), Campbell & Lamar, 1989: 192.

23-29 Dorsalia, 188-211 Ventralia (188-205 bei ♂♂ und 194-211 bei ♀♀) und 57-77 (63-77 resp. 57-72) paarige Subcaudalia. Maximale GL im untersuchten Material 990 + 165 mm (MHNG 2410.29) und 1150 + 190 mm (MHNG 2200.16); SL/GL 0.14-0.17 resp. 0.13-0.15. PERACCA (1897, als *L. lanceolatus*) meldet diese Lanzenotter vom Río Santiago und aus dem Gebiet des Río Zamora (vgl. auch COPE 1868, als *Trigonocephalus brasiliensis*). *B. a. atrox* erreicht in der Provinz Napo mindestens 1'800 m ü. M. (MHNG 2247.73-74).

Bothrops atrox xanthogrammus (Cope, 1868) n. comb.

- Trigonocephalus xanthogrammus* Cope, 1868: 110 (Pallatanga, Chimborazo, Ecuador).
Lachesis lanceolatus (partim), Boulenger, 1896: 535.
Lachesis atrox (partim), Boulenger, 1896: 537.
Lachesis xanthogrammus, Boulenger, 1896: 543.
Bothrops [sic] *rhombeatus* García, 1896: 20, Taf. ("Ríos del Cauca", Kolumbien).
Lachesis atrox, Despax, 1911: 37.
Bothrops xanthogramma, Amaral, 1930b: 241.
Bothrops xanthogramma, Burger, 1971: 42.
Bothrops asper (partim), Campbell & Lamar, 1989: 189; Campbell & Lamar, 1992: 10.

23-29 Dorsalia, 183-200 Ventralia (183-199 bei ♂♂ und 185-200 bei ♀♀), 56-73 (57-73 resp. 56-71) paarige Subcaudalia. Maximale GL 1120 + 170 mm (MHNG 2410.30) und 1320 + 190 mm (MHNG 2305.87), SL/GL 0.13-0.17 und 0.12-0.15; diese Form wird wie die vorhergehende Rasse mit Sicherheit bedeutend grösser, als dies auf Grund der vermessenen Exemplare zum Ausdruck kommt.

FREIRE (1982) verzeichnet 203 Ventralia als Maximum und etwas weniger (53) Subcaudalia als die von uns bei ecuadorianischem Material festgestellten Werte (vgl. auch BOULENGER 1896: 537). Eines der drei von PROCTER (1918) aus "W Ecuador" angeführten Exemplare besitzt mit 175 Ventralia deutlich geringere Werte, und wir bezweifeln deshalb dessen Herkunft resp. die Identifizierung, falls es sich nicht um einen schlichten Druckfehler handeln sollte. RENDAHL & VESTERGREN (1940, als *B. affinis*) geben für Kolumbien 172-194 Ventralia an; aus dem pazifischen Teil meldet RENJIFO (1979) höhere Ventralwerte (209 resp. 202), die sich jenen von mittelamerikanischen Populationen (Tab. 2, Gruppe A) annähern.

Bei *Bothrops xanthogrammus* (Cope) handelt es sich keinesfalls um eine eigene Art, wie bspw. BURGER (1971) vermutete, sondern bestenfalls um eine Subspezies von *atrox* (vgl. auch CAMPBELL & LAMAR 1989: 191 und 226, CAMPBELL & LAMAR 1992). Im nördlichen Teil Kolumbiens verläuft ein fließender Übergang zur Nominatrasse. *B. a. xanthogrammus* stösst in Cotopaxi bis mind. 1'800 m vor. DUELLMAN (1979) meldet ihn gar bis 2'200 m im Nebelwald der Cordillera Occidental (vgl. auch DUNN 1944, RENJIFO 1979 sowie PETERS 1955). Die südlichsten gesicherten Vorkommen liegen in der Provinz Loja.

Bothrops brazili Hoge, 1954

Bothrops brazili Hoge, 1954: 15 (Tomé Assú, Acará Mirim River, Pará, Brasilien).

Bei den beiden aus Ecuador zur Verfügung stehenden Exemplaren handelt es sich um ♀♀ mit 25 Dorsalia, 179-183 Ventralia und 49-60 geteilten Subcaudalia; USNM 165339 (Haut) misst 820 + 110 mm. Nach CAMPBELL & LAMAR (1989: fig. 202) soll *brazili* bis 1400 mm erreichen. Die Grundfärbung ist bräunlich; die Supralabialregion ist etwas heller, während der Schwanz zuweilen recht dunkel gefärbt ist. Meist fehlt ein Postocularstreif, oder er ist nur schwach ausgeprägt. Die

Kopfoberseite weist in der Regel keine Zeichnung auf. Entlang des Rückens finden sich dunkelbraune Flecken von dreieckiger Form, deren Enden entlang der Wirbelsäule zusammenstossen können.

Bothrops brazili ist eine vergleichsweise seltene terrestrische Viper, die in tief gelegenen Teilen (in der Regel unter 500 m) des Amazonas-Beckens von Kolumbien, dem südlichen Venezuela und den Guayana-Staaten über Brasilien (Pará, Amazonas und Norden von Mato Grosso) bis Peru und Bolivien vorkommt. Zwei Exemplare vom Río Cusuime (Morona Santiago, ca. 320 m ü. M.) befinden sich im American Museum of Natural History (AMNH 107655, 107664; Ch. W. Myers in litt.). Angaben zur Biologie dieser Art finden sich in CUNHA & NASCIMENTO (1975b) und DIXON & SOINI (1986).

BEMERKUNGEN. AMARAL (1955b) vermutete, dass es sich bei dieser Form um ein Synonym von *B. atrox* handle. In Wirklichkeit stellt *brazili* aber zweifellos eine valide Art dar. Das Typenmaterial (♂, ♀) besitzt 25-26 Dorsalia in der Körpermitte, 175-179 Ventralia und 54-59 Subcaudalia (HOGE 1954). Im untersuchten Material aus Gebieten ausserhalb Ecuadors finden sich 25-27 Dorsalia in der Körpermitte; mit Ausnahme zweier Tiere aus Maranhão (NHMB, vgl. unten) verfügen diese Exemplare über 173-190 Ventralia (173-179 bei ♂♂ und 179-190 bei ♀♀) und 44-69 (61-69 resp. 44-60) Subcaudalia (Minimum in MHNG 1567.89). Für ein ♂ aus der Umgebung von Iquitos (Peru) geben DIXON & SOINI (1986) 59 Subcaudalia. CUNHA & NASCIMENTO (1982) melden für zwei ♂♂ aus W Maranhão und S Pará 170-175 Ventralia und 60-61 Subcaudalia; für ♀♀ (N=4) liegen die entsprechenden Werte bei 174-184 und 51-56. Diese Exemplare haben 25-27 Dorsalia. Zwei von uns untersuchte Tiere aus Maranhão (NHMB 20741, 20874) weisen 166 (♂) resp. 171 (♀) Ventralia auf. Drei ♂♂ aus Französisch Guayana besitzen 23-25 Dorsalia, 151-161 Ventralia und 44-50 Subcaudalia (GASC & RODRIGUES 1980). HOGE (1964) gibt für ein ♂ vom Oberlauf des Río Tapanahoni (Grenze Surinam-Brasilien) 23 Dorsalia, 159 Ventralia und 48 Subcaudalia (vgl. auch BRONGERSMA 1966, unter *neglecta*). Auf Grund der grossen Variabilität (23-29 Dorsalia, 151-202 Ventralia, 42-69 Subcaudalia) vermuten CAMPBELL & LAMAR (1989) wohl zu Recht, dass sich unter diesem Namen in Wirklichkeit mehrere Taxa verbergen.

Bothrops lojanus Parker, 1930

Bothrops lojana Parker, 1930: 568 ("vicinity of Loja City, Ecuador, 2'200 m").

Bothrops lojanus, Campbell & Lamar, 1989: 209.

23 Dorsalia, 144-155 Ventralia (144 bei ♂♂ [N=1], 148-155 bei ♀♀), 36-37 und 37-40 grösstenteils geteilte Subcaudalia. Maximale GL 460 + 80 mm (MHNG 2458.58) und 425 + 60 mm (MHNG 2410.45); SL/GL 0.15 und 0.11-0.12. Grundfärbung dunkelgrün bis bräunlich, mit dunkelbrauner resp. schwarzer Zick-Zack- resp. Wellenzeichnung auf dem Rücken (caudal zum Teil in Flecken aufgelöst) und teilweise undeutlichen Lateralflecken.

BURGER (1971) gibt als maximale GL 610 mm. Für den Typus (♂) meldet PARKER (1930) 154 Ventralia und 40 Subcaudalia. Zusätzliche Exemplare aus der Umgebung von Loja weist 23 (selten 21) Dorsalia und bis 45 zuweilen ungeteilte Subcaudalia auf. Die Ausprägung des Frontale ist variabel; der Typus besitzt lediglich drei Reihen von Intersupraocularia ("[...] of which the centre one is a much enlarged frontal shield"). Die Internasalia sind zumindest bei den von uns untersuchten Tieren stets in Kontakt (Tab. 2). Es macht den Anschein, dass gewissen Individuen offenbar ein Lacunolabiale fehlt (fide CAMPBELL & LAMAR 1989).

Die Fundorte von *B. lojanus* liegen über 2'000 m in gemässigt-trockenen Gebieten der Provinzen Loja (Loja, Saraguro) und Zamora-Chinchipec.

Porthidium Cope

Porthidium Cope, 1871: 207. Typische Art: *Bothrops nasutus* Bocourt [DUNN & DUNN 1940].

SCHLÜSSEL FÜR ECUADORIANISCHE ARTEN VON *Porthidium*:

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1) Lacunolabiale in der Regel vorhanden | <i>P. almawebi</i> n. sp. |
| - Lacunolabiale fehlend | 2 |
| 2) 27 Dorsalia in der Körpermitte, 166 Ventralia, Subcaudalia einfach | <i>P. lansbergii arcosae</i> n. ssp. |
| - 21-23 Dorsalia in der Körpermitte, 156 oder weniger Ventralia, Subcaudalia einfach oder geteilt | 3 |
| 3) 149 oder mehr Ventralia, Subcaudalia grösstenteils geteilt, Schnauze nicht erhöht | <i>P. microphthalmum</i> n. comb. |
| - 145 oder weniger Ventralia, Subcaudalia meist ungeteilt, Schnauze sichtbar aufgestülpt | 4 |
| 4) Schnauze rüsselartig, 35 oder weniger ungeteilte Subcaudalia | <i>P. nasutum</i> |
| - Schnauze nicht übermässig ausgezogen, über 40 meist ungeteilte Subcaudalia | <i>P. hyoprora</i> |

***Porthidium almawebi* n. sp.**

Lachesis pulcher, Boulenger, 1896: 539 (nec *Trigonocephalus pulcher* Peters, 1863).
Bothrops pulchra, Peters, 1960: 510.
Bothrops pulcher (partim), Campbell & Lamar, 1989: 221; Campbell & Lamar, 1992: 14.
 ? *Bothrops campbelli*, Freire, 1991: 2 (Sacramento, Pallatanga, Chimborazo, Ecuador, 1'500-2'000 m).

Es macht den Anschein, dass Synonyme für die bislang als '*pulcher*' bezeichnete Art fehlen (vgl. *Bothriechis o. albocarinatus* und nachfolgende Bemerkungen). Wir nehmen dies zum Anlass, diese Grubenotter den Herren Albert Maag (*alma-*) und Werner Bircher (*-webi*) aus Quito zu widmen, deren grosszügige

Unterstützung während eines Feldaufenthalts zum Gelingen dieser Arbeit beitrug, und deren Uneigennützigkeit uns in bester Erinnerung bleibt.

HOLOTYP. MHNG 2248.12, adultes ♂, San Francisco de las Pampas (0°26' S x 78° 57' W, Cotopaxi, ca. 1'800 m ü. M.), coll. Cesar Tapia 1984, leg. G. Onoré.

PARATYPEN. MHNG 2248.10-11 (♀ ♀), gleiche Daten wie Holotyp; 2248. 13-16 (2 juv. ♂ ♂, 2 ad. ♀ ♀), Tandapi (Pichincha), coll. Tapia 1984, leg. G. Onoré; 2410.36-38 (♂ ♂), San Francisco de las Pampas, coll. Tapia 1987, leg. G. Onoré; 2410.39 (♂), La Florida (Pichincha), 1986, L. Coloma; 2440.37-38 (♂, ♀), San Francisco de las Pampas, coll. Tapia 1987, leg. G. Onoré; 2240.39 (♂), Galapagos (Cotopaxi), III. 1987, G. Onoré; 2240.40-41 (♂ ♂), San Francisco de las Pampas, coll. Tapia, leg. G. Onoré.

DIAGNOSE. 23-25 Schuppenreihen in der Körpermitte, 152-164 Ventralia (152-160 bei ♂ ♂, 155-164 bei ♀ ♀), 49-64 Subcaudalia (49-59 resp 50-64). Lacunolabiale vorhanden, vom zweiten Supralabiale gebildet. Mit dreieckigem schwarzen Fleck unter dem Auge und einer hellen (meist weissen) Zone, welche unterhalb des Postocularsteif vom Mundwinkel zum Aussenrand der vordersten Bauchschilder zieht; zwei schwarze Makel auf dem Rand der Unterkiefer. Schwanz bei Jungtieren und subadulten Exemplaren dorsal mit feinen weissen Punkten. Kiele der Dorsalia knopfartig vorstehend und deutlich kürzer als einzelne Schuppen. 16-18 Pterygoid-Zähne.

BESCHREIBUNG DES HOLOTYPUS. Schnauze abgerundet, Internasalia durch eine kleinere Schuppe getrennt; dahinter zwei Canthalia, gefolgt von zwei weiteren grossen Schuppen, die teilweise deren Innenrand aufliegen. Canthus rostralis vom Internasale, dem Canthale und zwei zusätzlichen kleinen Schuppen zwischen letzterem und dem Supraoculare gebildet; sechs Schuppenreihen zwischen den Supraocularia. Schnauzenschilder glatt, Kielung der Frontal- und Parietalregion unregelmässig; äusserste Reihe der Intersupraocularia und Temporalregion deutlich gekielt. Zwei Präocularia, oberes langgestreckt und bis zum Canthale reichend; zwei kleine Postocularia. Das langgezogene Suboculare beginnt am Hinterrand des Auges auf über halber Höhe und hat die Form eines Halbmondes; auf der linken Seite ist es in Kontakt mit dem vierten und grössten Supralabiale, während das Suboculare rechts durch einen vollständigen Schuppenring von den Oberlippenschilder getrennt ist. Sieben obere und acht untere Labialia. Lacunolabiale vom zweiten Supralabiale gebildet. Drei Infralabilia in Kontakt mit dem einzigen Gularpaar; zwischen diesem und dem ersten Ventrale verlaufen vier Schuppenreihen.

Dorsalia in 23 Reihen um die Körpermitte, 19 eine Kopflänge vor dem Anale; mit Ausnahme der untersten Reihe gekielt; Kiele kürzer als Dorsalia, paravertebral knopfartig hervortretend. 159 Ventralia (dazu zwei Preventralia), Anale ungeteilt, 57 paarige Subcaudalia; GL 790 + 135 mm. Grundfärbung (in Alkohol) graubraun, mit kaum sichtbaren unregelmässigen Querbändern; gegen den hinteren Teil des Rumpfes zu deutlicher erkennbar und auf dem Schwanz durch hellgraue, schwarz gerandete Zone voneinander getrennt. Zwei hell eingefasste Flecken auf dem Unterkiefer.

weisse Sprenkelung auf der Kehle; Unterseite des Rumpfes bräunlich, mit unregelmässigen hellen Flecken, Aussenränder der Ventralschilde dunkler als zentrale Partie.

VARIATION. Die Paratypen verfügen über 23-25 Schuppenreihen in der Körpermitte, und 19-21 Dorsalia vor dem ungeteilten Anale; 153-164 Ventralschilde (153-159 bei ♂♂ [N=10], 161-164 bei ♀♀ [N=5]), 49-59 paarige Subcaudalia (49-59 resp. 51-54), 5-8 Schuppenreihen zwischen den Supraocularien; 7-8 Supralabialschilde, von denen das zweite das Lacunolabiale bildet; 2-5 Schuppenreihen zwischen den Gularien und dem ersten Ventralschild. Kielung wie Typus. Jungtiere und subadulte Exemplare weisen im Vergleich mit grossen Tieren eine von oben betrachtet relativ zugespitzte Schnauze auf.

Die vorliegenden Exemplare aus Ecuador (vgl. Appendix) haben insgesamt 152-164 Ventralschilde (152-160 bei ♂♂, 155-164 bei ♀♀). Mit Ausnahme von MHNG 2305.59, bei welchem das zweite Supralabiale auf der linken Seite vom Prälacunolabiale getrennt ist, verfügen alle Individuen stets über ein Lacunolabiale. Habitus untersetzt; maximale GL 790 + 135 mm (MHNG 2248.12, Holotyp) und 940 + 140 mm (♀, MHNG 2220.17); SL/GL 0.15-0.16 resp. 0.13-0.15. Diese Art unterscheidet sich von den übrigen ecuadorianischen *Porthidium* spp. unter anderen in der erhöhten Anzahl von Zähnen im Pterygoid (16-18 gegenüber 10-15).

Grundfärbung rostbraun (juvenile und subadulte Exemplare) bis dunkel graubraun. Auf den Flanken finden sich 16-21 trapezförmige oder halbrunde, nach unten offene Lateralflecken, die entlang der Mittellinie gelegentlich sattelartig zusammenschliessen. Zeichnung bei Jungtieren gräulich braun, mit schwarzer Ränderung, die gegen die Ventralschilde zu stärker und v. a. breiter wird, und so den Eindruck eines lateralen Fleckenmusters erweckt. Bei adulten Exemplaren ist die Rumpfbezeichnung oft stark verdüstert und vor allem auf dem vorderen Teil des Rumpfes kaum erkennbar. Jüngere Exemplare zeichnen sich durch feine, unregelmässig angeordnete weisse Punkte auf dem Schwanz aus (Fig. 3), während bei grossen Exemplaren zuweilen drei bis vier gräuliche Querbänder vorkommen, die von einer weisslichen Linie umrandet sind. Schwanzspitze bei Jungtieren (z. B. 2398.18) gelborange. Oberseite des Kopfes ohne Zeichnung, mit einem schmalen und gegen die Temporalregion zuweilen kaum abgesetzten schwärzlichen Postocularstreif, dessen Unterrand vor allem bei Jungtieren von einer feinen weissen Linie begrenzt wird; anschliessend eine helle (weiss bei Juvenilen, gelblich bei Adulten) Zone die gegen die vorderen Bauchschilde zieht. Charakteristisch ist ein dreieckiger, mit seiner Spitze nach oben weisender Supralabialfleck auf der Höhe des Auges, der bei einigen Exemplaren etwas gegen die Schnauze zu versetzt ist. Unterseite des Kopfes mit unregelmässiger heller Sprenkelung, bei Adulten zuweilen gelb; zwei dreieckige oder runde dunkle Makel auf dem Rand des Unterkiefers (v. a. bei Jungtieren häufig mit feiner aber deutlicher weisser Umrandung). Unregelmässige Sprenkel entlang der äusseren Enden der Bauchschilde. Bauchfärbung braungelb, zuweilen mit rötlichem Anflug.

VERBREITUNG. Die von uns untersuchten Exemplare stammen mit Ausnahme von zwei Tieren aus Ecuador (vgl. unten). Abgesehen von der zweifelhaften Herkunft von MHNG 2247.71 ("Napo") wurde dieses Material entlang der pazifischen Abdachung der Anden in den Provinzen Pichincha, Cotopaxi und El Oro gesammelt.



FIG. 3.

Porthidium almawebi n. sp. (lebendes Exemplar) aus San Francisco de las Pampas, Cotopaxi, Ecuador.

RENJIFO (1979) meldet Material aus den Departementen Chocó und Valle del Cauca in Kolumbien. CAMPBELL & LAMAR (1989) halten lediglich jene aus Valle del Cauca für gesichert. Die Angabe, wonach diese Art in Ecuador bis mindestens 2'500 m vorkommen soll, beruht wahrscheinlich auf BOULENGER (1896) und DESPAX (1911), welche '*pulcher*' aus "Quito" melden; wir bezweifeln diese Herkunft ebenso wie jene von Material aus dem östlichen Teil Ecuadors und aus Peru.

BEMERKUNGEN. BOULENGER (1896) lagen zwei ♀ ♀ dieser Grubenotter aus der Provinz Pichincha ("Quito" und Cordillera de Intag) mit je 23 Dorsalia, 156-158 Ventralia und 58-64 Subcaudalia vor (vgl. Diagnose). Die von diesem Autor angegebenen Werte für die Anzahl Schuppenreihen in der Körpermitte (21-23) und jene der Ventralia (156-172) beinhalten die Daten von *Trigonocephalus pulcher* Peters, 1863 (vgl. hierzu Fussnote 4 bei AMARAL 1923: 104). Auf Grund der wahren Identität dieses Exemplares (= *Bothriechis oligolepis albocarيناتus*) ist die zur Frage stehende und von CAMPBELL & LAMAR (1989: fig. 242; 1992: fig. 5) abgebildete Art ohne Typus und gültigen Namen.

Die Beschuppungswerte und die Ausprägung der Kiele auf Kopf und Rumpf ("tubercles prominent") zeigen eine erstaunliche Übereinstimmung mit *Bothrops [microphthalmus] colombianus* Rendahl & Vestergren. Das momentan nicht verfügbare

bare Typenmaterial dieser Form unterscheidet sich jedoch von *almaweibi* durch das Fehlen eines Lacunolabiale (vgl. auch CAMPBELL & LAMAR 1992).

Bothrops campbelli Freire, 1991 ist nur auf Grund des Holotypus ("adulto joven" ♂) aus dem Distrikt Palatanga (Chimborazo) bekannt; dieses Exemplar besitzt 160 Ventralia, 50 paarige Subcaudalia, 21 Schuppenreihen in der Körpermitte und das zweite Supralabiale ist vom Prälacunale getrennt. Trotz unvereinbarer Daten (Fehlen eines Lacunolabiale, 21 Schuppenreihen in der Körpermitte) halten wir es für möglich, dass es sich bei *campbelli* um die hier besprochene Form handelt; eine abschliessende Beurteilung bedarf jedoch der Untersuchung des uns leider nicht zugänglichen Typenmaterials. Sollte sich unsere Vermutung bestätigen, dass der Typus von *B. campbelli* zu *P. almaweibi* gehört, käme diesem Namen keine Priorität zu, da FREIRES (1992) Publikation ungültig ist (vgl. Kommentar unter *B. p. mahnerti*).

Bemerkenswert ist die von CAMPBELL & LAMAR (1989) angegebene grosse Streuung für die Ventralia und Subcaudalia (139-174 resp. 44-64). Der höchste Ventralwert stammt von einem weiblichen Exemplar aus der Provinz El Oro in Ecuador (AMNH 22094, fide CAMPBELL & LAMAR 1992). Das Maximum für die Schwanzschuppen hat seinen Ursprung wahrscheinlich in den von BOULENGER (1896) gemachten Angaben zum ♀ aus "Intac" (coll. Buckley). Die unteren Grenzwerte der Ventralia und Subcaudalia stammen offenbar von kolumbianischem Material. RENJIFO (1979) meldet 143-150 Ventralia und 49-53 Subcaudalia für ♂♂ sowie 143-149 resp. 44-50 bei ♀♀. Zwei von uns untersuchte Exemplare aus Kolumbien (USNM 151708, USNM 154051) mit 143 resp. 142 Ventralia und 50 resp. 44 Subcaudalia unterscheiden sich ebenfalls von unseren Daten für Ecuador; zudem weist das männliche Exemplar (USNM 151708) lediglich 21 Schuppenreihen (23 beim ♀) in der Körpermitte auf.

Porthidium hyoprora (Amaral, 1935)

Bothrops hyoprora Amaral, 1935b: 222, figs 7-8 (La Pedrera, Kolumbien).

Bothrops pessoai Prado, 1939: 2 (Rio Parauary, Amazonas, Brasilien).

Porthidium hyoprorum, Burger, 1971: 31.

Porthidium hyoprora, Campbell & Lamar, 1989: 317.

21-23 Dorsalia, 121-131 Ventralia (121-128 bei ♂♂ und 125-131 bei ♀♀), 41-50 (42-50 resp. 41-50) meist einfache Subcaudalia (teilweise geteilt bei USNM 165310, -12 und -14). Maximale GL 375 + 75 mm (MHNG 2236.90) und 500 + 83 mm (USNM 165302); SL/GL 0.17-0.19 resp. 0.14-0.18. Grundfärbung gelblich-braun bis rotbraun; Postocularstreif undeutlich; 14-18 trapezoidförmige Flecken resp. Querbänder, deren Ränder unregelmässig hell (gelblichweiss) gerandet sind (vgl. NICÉFORO 1938). Gemäss NEILL (1966) zeigen Jungtiere einen undeutlichen rötlichen Vertebralstreif und einen nach hinten zu helleren Schwanz; bei ihnen fehlt die helle Umrandung der Dorsalflecken, dafür tritt am Hals ein weisser Streifen auf; sie besitzen dunklere Vertralpartien als adulte Exemplare.

Porthidium hyoprora ist eine bodenbewohnende Form des Amazonasgebiets, die auch regelmässig überflutete Gebiete bewohnt. Diese Art kommt vom Río Tiquié in Kolumbien bis in den Nordosten von Peru und den äussersten Norden von Bolivien (Pando, N Beni) vor (CAMPBELL & LAMAR 1989); die östliche Verbreitungsgrenze in W Brasilien ist schlecht bekannt.

BEMERKUNGEN. Der Typus von *pessoai* besitzt die höchste Anzahl Subcaudalia (57), die zudem teilweise geteilt sind (PRADO 1939). Abnormal ist das Vorkommen eines geteilten Supraoculare. *B. pessoai* Prado wurde von AMARAL (1944) als Synonym von *hyoprora* erklärt; dessen ungeachtet führte ihn HOGE (1949) weiter als valide Art. AMARAL (1955c) erwähnt vier Exemplare aus Ecuador (2 ♂♂, 2 ♀♀) mit 23 Dorsalia, 124-135 Ventralia (124-129 resp. 132-135) und 46-48 zumeist einfachen Subcaudalia. RENJIFO (1979) gibt 127 (♂) bis 133 (♀) Ventralia und 45 (♂) bis 51 Subcaudalia für zwei Tiere aus Kolumbien. HOGE (1949) meldet ein ♂ vom Rio Uaupés (Grenze Brasilien-Kolumbien) mit 23 Dorsalia in der Körpermitte und 134 Ventralia. CAMPBELL & LAMAR (1989) verzeichnen für *hyoprora* 124-141 Ventralia, 38-57 Subcaudalia und 21-25 DoM. Diese Diskrepanz lässt sich möglicherweise auf Material aus dem südlichen Teil des Areals zurückführen.

STATUS VON *Lachesis pleuroxanthus*. Tatsache ist, dass verschiedene Exemplare aus den Provinzen Morona Santiago, Napo, Pastaza und Zamora in den meisten Merkmalen inkl. Zeichnungsmuster sowie in Habitus mit der hier besprochenen Art übereinstimmen, sich von einwandfreien *hyoprora* jedoch in der Zahl der Ventralia unterscheiden. ♂♂ (NHMB 22528, USNM 165304-06) haben 141-142 Ventralia, ♀♀ (BM 1946.1.19.88, MHNG 2305.73, USNM 165298, 165303, 165315-16, 165318) besitzen deren 137-145. Die fraglichen Tiere zeichnen sich zudem durch grösstenteils geteilte Subcaudalia und höhere Durchschnittswerte der Schuppenreihen in der Körpermitte aus: USNM 165316 hat 21 Dorsalia, sieben Exemplare besitzen 23, und bei dreien (USNM 165298, 165306 und 165315) finden sich deren 25. Unterschiede bestehen auch in der Grösse; während *hyoprora* stets unter 600 mm GL bleibt, erreichen die zur Diskussion stehenden Exemplare bis zu 775 mm (♂, USNM 165315) resp. 795 mm (♀, MHNG 2305.73).

Zu den untersuchten Exemplaren gehört der Typus von *Lachesis pleuroxanthus* Boulenger, 1912. Dieses weibliche Exemplar vom Río Pastaza ("Alpayaca, 3'600 ft", BM 1946.1.19.88) hat eine GL von 405 mm und besitzt 144 Ventralia, 49 paarige Subcaudalia, 23 Schuppenreihen in der Körpermitte sowie 7/8 Supralabialschilder, die vom Prälacunale getrennt sind; die Lateralzeichnung besteht aus dreieckigen Elementen, die gegen die Ventralia zu offen sind, und deren Schenkel über der Wirbelsäule in spitzem Winkel zusammenstossen oder eine stumpfe Spitze bilden. AMARAL (1930a) stellte *L. pleuroxanthus* in die Synonymie von *Porthidium microphthalmum* (Cope). Dieser Meinung folgten auch PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970), HOGE & ROMANO-HOGE (1981) sowie CAMPBELL & LAMAR (1989). Die beiden Taxa stimmen in der grösstenteils gepaarten Anordnung der Subcaudalia überein, doch besagt dieses Merkmal wenig, ist es doch bei vielen der hier besprochenen Grubenottern variabel. Hingegen weist *microphthalmum* mit 149-156

höhere Ventralwerte auf. Bei *Lachesis pleuroxanthus* handelt es sich möglicherweise um eine eigenständige Art innerhalb der Gattung *Porthidium*, die sich sowohl von *hyoprora* wie auch gegenüber *microphthalmum* abgrenzen lässt. Diese Ansicht gründet vor allem auf dem Umstand, dass aus ein und derselben Gegend sowohl die zur Frage stehende Form und *hyoprora* (Pastaza: Río Corrientes, Oberer Curaray) resp. *microphthalmum* ('Zamora') belegt sind. Eine abschliessende Beurteilung möchten wir vorläufig dahingestellt lassen, da uns insbesondere von *microphthalmum* zu wenig Material aus Ecuador vorliegt.

***Porthidium lansbergii arcosae* n. ssp.**

HOLOTYP. QCAZ RP1325, ♀, Agua Blanca, ca. 15 km NW Salango (1°37' S x 80° 48' W), Manabí, ca. 100 m ü. M., coll. Enrique Ventura, VIII. 1989.

DIAGNOSE. 27 Dorsalia in der Körpermitte, 166 Ventralia, 33 einfache Subcaudalia. Prälacunale vom zweiten Supralabiale getrennt. Zeichnung aus rechteckigen Flecken aufgebaut, die teilweise zu querliegenden Bändern verschmelzen; mit feinem hellen Vertebralstrich.

BESCHREIBUNG DES HOLOTYPUS. Kopf ziemlich langgezogen und dreieckig, Schnauzenspitze leicht aufgeworfen. Internasalia viel länger als breit, bogenförmig angeordnet und rostral zusammenstossend, gefolgt von zwei Canthalia, die hinten an die Supraocularia grenzen; fünf Reihen Schuppen zwischen letzteren. Region zwischen den Internasalia, Canthalia und dem Vorderrand der Supraocularia mit zwölf unregelmässig angeordneten kleineren Schuppen; hintere Kopfschuppen gekielt. Zwei Präokularia, oberes langgestreckt und bis zum Canthale reichend; drei Postocularia. Suboculare schmal; ein bis zwei Reihen zusätzlicher Schuppen zwischen letzterem und den Supralabilia. Neun obere und zwölf untere Labialschilder; zweites Supralabiale vom Prälacunale durch eine Naht getrennt; vorderste Sublabialia in Kontakt; ein Paar Gularia, die mit den vordersten vier Sublabialia in Kontakt stehen.

Dorsalia in 27 Reihen um die Körpermitte, 23 eine Kopflänge vor dem Anale; mit Ausnahme der untersten Reihe gekielt; Kiele bis zur Spitze der Schuppen verlaufend. 166 Ventralia und ein Präventrale. Anale einfach, 33 ungeteilte Subcaudalia; GL 570 + 65 mm. Zwei Zähne im Palatinum, deren 11 im Pterygoid. Grundfärbung graubraun. Zeichnungsmuster mit einer feinen hellen Vertebrallinie und dunkelbraunen Flecken (ca. 23) zu beiden Seiten des Rückens, die teilweise zu Querbändern verschmelzen. Kopfoberseite mit einer dunklen Zone, die lateral von einem hellen Streifen begrenzt wird; dunkler Postocularstreif; Oberlippen und Kopfunterseite teilweise aufgehellt. Bauch hell, gegen hinten zu mit dunklen Flecken; Schwanz heller als übriger Körper, ohne Zeichnung (Fig. 4).

BEMERKUNGEN. Die Benennung dieser Form erfolgt zu Ehren von Frau Prof. Dr. Laura Arcos, der Rektorin der Biologischen Abteilung der 'Pontificia Universidad Católica del Ecuador', deren Kompetenz und Autorität bei der Lösung verschiedener Probleme von unschätzbbarer Hilfe waren. Danken möchten wir an dieser Stelle auch



FIG. 4.

Porthidium lansbergii arcosae n. ssp. Holotypus (QCAZ 1325), Agua Blanca, Salango, Manabí, Ecuador. Photo C. Ratton.

den bereitwilligen Leuten von Agua Blanca, und insbesondere dem Fänger Enrique Ventura. Er fand diese terrestrische Viper in einem lichten Wald in der Umgebung. Seinen Angaben zufolge ist diese Art keinesfalls selten und soll bis zu 1 m GL erreichen. Zumindest in der Umgebung von Salango lebt *P. l. arcosae* syntop mit *B. atrox xanthogrammus*.

Porthidium l. arcosae unterscheidet sich durch die Zahl der Schuppenreihen in der Körpermitte (27) sowie der Ventralia (166) von den meisten Vertretern dieser Gattung in Ecuador. Derart hohe Werte finden sich lediglich bei *almawebi* (bis 25 Dorsalia und 164 oder mehr Ventralia bei ♀♀); gegenüber letzterem unterscheidet sich *arcosae* leicht durch das Fehlen eines Lacunolabiale, die einfache Ausbildung der Subcaudalia und die Zeichnung. *B. [microphthalmus] colombianus* Rendahl & Vestergren, eine aus Kolumbien beschriebene Form, weist ähnlich hohe Dorsal- (25) und Ventralwerte (162-173) auf; sowohl bei *arcosae* wie auch *colombianus* fehlt eine Lacunolabiale. Letzterer unterscheidet sich von der neuen Art in der Zeichnung und Kielung ("dorsal scales tubercularly keeled, the tubercles and keels not reaching the end of the scales") und der paarigen Anordnung der Subcaudalia (vgl. auch Bemerkungen unter *almawebi* und *microphthalmum*). Am meisten Übereinstimmungen finden sich mit *Porthidium lansbergii* (Schlegel). Vor allem das Zeichnungsmuster erinnert an

diese Art, welche von Zentral-Panama bis Venezuela und Kolumbien vorkommt. Die südlichsten bislang bekannten Fundorte von *lansbergii* liegen im zentralen Teil Kolumbiens auf ca. 5° nördl. Breite. Gegenüber der Nominatform unterscheidet sich *l. arcosae* durch mehr Schuppenreihen in der Körpermitte (27 gegenüber 25 oder weniger) und Ventrallia (166 statt 139-161, fide CAMPBELL & LAMAR 1989).

Entdeckt wurde diese bemerkenswerte Viper während eines Feldaufenthaltes im Frühjahr 1992. Der ältere von uns (E. K.) verbrachte damals einige Zeit in der Provinz Manabí. Unter anderem interessierte er sich für die in der Umgebung von Salango stattfindenden Ausgrabungen. Im Museum der nahen archäologischen Station fanden sich zwei Gläser mit Schlangen. Das eine, welche eine uns bis zu diesem Zeitpunkt unbekannte Grubenotter enthielt, wurde ihm nach zähen Verhandlungen zum Studium überlassen. Eine erste Untersuchung dieses Exemplares ergab die in der Beschreibung angegebenen Merkmale. Gemäss den getroffenen Abmachungen wurde das Tier daraufhin in der herpetologischen Sammlung der Pontificia Universidad Católica del Ecuador in Quito (QCAZ) deponiert.

Porthidium microphthalmum (Cope, 1876) n. comb.

Bothrops microphthalmus Cope, 1876b: 182 ("between Balsa Puerto and Moyabamba", Peru).

Bothrops m. microphthalmum, Burger, 1971: 34.

Bothrops microphthalmus, Campbell & Lamar, 1989: 211.

23 Dorsalia (MZUT 1431 mit 21), 149-156 Ventrallia (149-154 bei ♂♂ und 151-156 bei ♀♀), 46-55 (49-55 und 46-48) grösstenteils geteilte Subcaudalia. Maximale GL 530 + 104 mm (MZUT 1446B) resp. 860 + 125 mm (MHNG 2444.24); SL/GL 0.16-0.18 und 0.13-0.15. Dorsal beidseitig mit 18-20 Flecken von variabler Form (halbrund und nach unten geöffnet bis dreieckig) oder schräg verlaufenden Querstreifen, die entlang der Mittellinie zusammenstossen oder gegeneinander versetzt sind; Zeichnung bei erwachsenen Exemplaren oft undeutlich.

Gemäss CAMPBELL & LAMAR (1989) bewohnt *P. microphthalmum* die gegen das Amazonas-Becken abfallenden Andenhänge von Kolumbien bis Peru. Ferner melden sie ein bolivianisches Exemplar, halten aber brasilianische Vorkommen (HOGE & ROMANO-HOGE 1981) vorderhand für fragwürdig. Die von PÉREZ-SANTOS & MORENO (1991a) angegebene untere Verbreitungsgrenze (angeblich auf Meereshöhe) ist falsch. Diese Form kommt zur Hauptsache oberhalb von 1'000 m ü. M. vor und steigt deutlich über 2'000 m.

BEMERKUNGEN. PERACCA (1897) berichtet über vier Tiere aus Ecuador; das Exemplar aus San José Cuchipamba (Azuay, MZUT 1438) kommt aus dem Hochland. Der aus Peru stammende Typus (ANSP 11515, ♀) besitzt 159 Ventrallia, 52 geteilte Subcaudalia, 23 Dorsalia in der Körpermitte und misst 800 + 120 mm. Exemplare aus gewissen Gebieten in Kolumbien (Boyacá, Casanare) weisen mit 166-168 klar höhere Ventralwerte auf, als sie von uns bei ecuadorianischem Material festgestellt wurden (RENJIFO 1979, CAMPBELL & LAMAR 1989).

Wir betrachten diese Art vorderhand als monotypisch (vgl. hierzu auch Kommentar zu *Lachesis pleuroxanthus* Boulenger unter *P. hyoprora*). RENDAHL & VESTERGRÉN (1940) beschrieben *B. microphthalmus colombianus* aus der Cordillera Occidental (La Costa, Cauca) in Kolumbien (vgl. auch *almawebi* und *lansbergii arcosae*). Die beiden Exemplare zeichnen sich unter anderem durch ihre beachtliche Grösse aus (GL 1295-1360 mm). Sie unterscheiden sich von typischen *microphthalmum* ferner in der Beschuppung (25 Dorsalia in der Körpermitte, 162-173 Ventralia). Ausschlaggebend für die Zuordnung des Typenmaterials von *colombianus* dürfte der Umstand gewesen sein, dass wie im Falle von *microphthalmum* ein Lacunolabiale fehlt. CAMPBELL & LAMAR (1992) betrachten *colombianus* als eigenständige Art, und sie halten ein Vorkommen im nordwestlichen Ecuador für wahrscheinlich.

Porthidium nasutum (Bocourt, 1868)

Bothrops nasutus Bocourt, 1868: 202 (Panzós, Río Polochic, Guatemala).

Porthidium nasutum, Cope, 1871: 207 (als *nasutus* im Schlüssel).

Bothriopsis proboscideus Cope, 1876a: 150 (Sipurio, Costa Rica).

Thanatos sutus Posada, 1889a: 47 (Distrito de Zea, Antioquia, Kolumbien).

Thanatophis sutus, Posada, 1889b: 344.

Lachesis brachystoma (partim), Boulenger, 1896: 547.

Porthidium nasutum sutum, Burger, 1971: 132.

23 Dorsalia, 128-139 Ventralia (128-136, 131-139), 26-35 (33-35 resp. 26-31) ungeteilte Subcaudalia. Maximale GL 220 + 32 mm (MHNG 2240.100) und 460 + 60 mm (MHNG 2249.2); SL/GL 0.12-0.13 und 0.11-0.12.

PORRAS et al. (1981) melden für Tiere aus Ecuador 21-23 Dorsalia und 127-137 Ventralia sowie 31-35 Subcaudalia bei ♂♂; diesen Autoren zufolge beträgt das Verhältnis von Schwanz- zu Gesamtlänge 0.10-0.14 resp. 0.09-0.12. AMARAL (1929) verzeichnet für beide Geschlechter höhere Maxima für die Ventralia (je 145). Gemäss PORRAS et al. (1981) finden sich beiderseits 17 bis 20 Flecken auf dem Rumpf. Zu erwähnen ist, dass verschiedene Aspekte der Färbung und Musterung individuell, ontogenetisch, sexuell und geographisch variieren. Ein ausgefallenes Exemplar ist bei CAMPBELL & LAMAR (1989: fig. 285) abgebildet (vgl. auch PORRAS et al. 1981: fig. 3). *P. nasutum* zeichnet sich gegenüber den restlichen ecuadorianischen Vertretern dieser Gattung mit Ausnahme von *l. arcosae* durch weniger Zähne im Palatinum (2 statt 4-5) und Pterygoid (10-11 statt 13-18) aus. Weitere Informationen zu dieser Art finden sich bei WILSON & MCCRANIE (1984).

Porthidium nasutum bewohnt die Trocken- und Feuchtwälder des Tieflandes vom südlichen Mexiko (karibische Abdachung) bis Kolumbien und Ecuador westlich der Anden. Die südlichsten uns bekannten Vorkommen liegen in der Provinz Pichincha (Puerto Quito). PORRAS et al. (1981) melden diese Art bis ca. 900 m (Nicaragua). Ein angeblich aus Urao, Antioquia (Kolumbien, über 1'800 m. ü. M.), stammendes Exemplar (NICÉFORO 1938, DUNN 1944) beruht möglicherweise ebenso auf einem Irrtum wie die Vorkommen in höheren Lagen der Provinz Caldas (NICÉFORO 1942). Für Hinweise zur Biologie vgl. PORRAS et al. (1981).

RÉSUMÉ

Crotalides équatoriens des genres *Bothriechis*, *Bothrops* et *Porthidium*. Cette étude se fonde sur les données morphologiques de plus de 500 exemplaires de crotalides d'Équateur comprenant des spécimens-types. Treize espèces et deux sous-espèces sont assignées à trois genres: *Bothriechis* Peters (*bilineatus smaragdinus*, *oligolepis albocarinatus*, *p. punctatus*, *p. mahnerti*, *schlegeli* et *taeniatus*), *Bothrops* Wagler (*atrox atrox*, *atrox xanthogrammus*, *brazili* et *lojanus*) et *Porthidium* Cope (*almawebi* n. sp., *hyoprora*, *lansbergii arcosae* n. ssp., *microphthalmum*, et *nasutum*). *Bothrops lojanus* Parker et probablement *Bothriechis p. mahnerti* et *Porthidium l. arcosae* n. ssp. sont endémiques. *Bothrops osbornei* Freire s'identifie à *Bothriechis p. mahnerti* Schätti & Kramer. *Bothrops peruvianus* (Boulenger) ainsi que *B. albocarinatus* Shreve sont considérées comme conspécifiques avec *Bothriechis oligolepis* (Werner), espèce polytypique incluant l'espèce nominale et *Bothriechis o. albocarinatus* de l'Amazonie péruvienne et équatorienne. Le type de *Trigonocephalus pulcher* Peters appartient à *Bothriechis o. albocarinatus*. La forme communément attribuée à '*Bothrops pulcher*' auct. est décrite sous le nom de *Porthidium almawebi* n. sp. L'allocation générique de cette espèce se justifie par des évidences morphologiques et comportementales. *Trigonocephalus asper* Garman est synonyme de *Bothrops atrox* (L.). *Bothrops xanthogrammus* Cope de l'Ouest de l'Équateur et du versant pacifique des Andes colombiennes représente une sous-espèce d'*atrox*, si elles ne sont pas identiques. *Lachesis pleuroxanthus* Boulenger pourrait représenter une espèce valide. L'arrangement systématique des espèces de Crotalidés d'Équateur est discuté.

RESUMEN

Crotalidos ecuatorianos de los géneros *Bothriechis*, *Bothrops* y *Porthidium*. Este estudio reúne los datos morfológicos de más de 500 ejemplares de crotalidos del Ecuador incluyendo parte del material tipo. Las trece especies estudiadas y dos subespecies son asignadas a tres géneros, i. e. *Bothriechis* Peters (*bilineatus smaragdinus*, *oligolepis albocarinatus*, *p. punctatus*, *p. mahnerti*, *schlegelii*, *taeniatus*), *Bothrops* Wagler (*atrox atrox*, *atrox xanthogrammus*, *brazili*, *lojanus*) y *Porthidium* Cope (*almawebi* n. sp., *hyoprora*, *lansbergii arcosae* n. spp., *microphthalmum* y *nasutum*). *Bothrops lojanus* Parker y probablemente *Bothriechis p. mahnerti* y *Porthidium l. arcosae* n. ssp. son endémicos. *Bothrops osbornei* Freire es idéntica a *Bothriechis p. mahnerti* Schätti & Kramer. *Bothrops peruvianus* (Boulenger) y *B. albocarinatus* Shreve se consideran conespecíficas con *Bothriechis oligolepis* (Werner). Esta especie es politípica, incluyendo la subespecie nominata y *B. o. albocarinatus* de las regiones amazónicas de Ecuador y Perú. El tipo de *Trigonocephalus pulcher* Peters pertenece a *Bothriechis o. albocarinatus*. La forma comunmente asignada a '*Bothrops pulcher*' auct. se describe como *Porthidium almawebi* n. sp. La asignación genérica de esta especie fué hecha en razón del comportamiento y de la evidencia morfológica. *Trigonocephalus asper* Garman es sinónimo de *Bothrops atrox* (L.). *Bothrops xanthogrammus* Cope de Ecuador occidental y de la laderas y la llanura del Pacífico de

Colombia representa una subespecie de *atrox*, si no son formas idénticas. *Lachesis pleuroxanthus* Boulenger puede ser una especie válida. Se discute la sistemática de las especies ecuatorianas.

APPENDIX (Untersuchtes Material)

Bothriechis bilineatus smaragdinus. BOLIVIEN: NMW 27992.1-2 (Puerto San Mateo, Chaparé, Cochabamba). BRASILIEN: IB 14731 (Amazonas: oberer Río Purús, Holotyp). ECUADOR: MHNG 2220.21 (Napo: Coca), 2223.4 (Napo: Río Aguarico), 2250.27-28 (Napo: Coca), 2305.57 (Pastaza: Shell), 2398.21 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2440.88 (Napo: Coca), 2464.56 (Napo: San Pablo Kantesiya). PERU: MHNG 1329.51 (Iquitos). *B. oligolepis albocarinatus*. ECUADOR: BM 1946.1.19.26 ('Loja', Holotyp von *B. alticolus*); EPN 309 (Napo: Cotundo); MCZ 36989 (Río Pastaza, zwischen Canelos und Río Marañon, Holotyp); MHNG 2226.34 (Morona Santiago), 2444.18 (Morona Santiago: Macas), 2464.31 (Zamora Chinchipe: Nambija); ZMB 3868 ("Quito", Holotyp von *Trigonocephalus pulcher*). *B. o. oligolepis*. PERU: BM 1946.1.19.27 (La Oroya, Holotyp von *L. peruvianus*), 1946.1.19.51-52 (Huancabamba, Syntypen von *Lachesis chloromelas*); NMW 27996 (Amable Maria). *B. p. mahneri*. ECUADOR: MHNG 2250.20 (Napo: 'Coca' [wahrsch. falsch]), 2250.21 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados, Paratyp), 2459.44-48 (Cotopaxi: San Francisco de las Pampas, Holotyp [-.47] und Paratypen), 2531.54-55 (Cotopaxi: 'Las Pampas'); USNM 165286 (Pichincha: Río Blanco), 232521 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados). *B. p. punctatus*. ECUADOR: BM 1902.7.29.20 (Esmeraldas: Río Sapayo); EPN 3033 (Esmeraldas: Sapayo Grande); MHNG 2533.94 (ibid.); USNM 20629-30 (ohne Fundort). KOLUMBIEN: USNM 72355 (Valle: Río San Juan), 151706 (Valle: Río Raposo). *B. schlegelii*. COSTA RICA: MHNG 1406.2-5 (ohne Fundort). ECUADOR: MHNG 1329.60-70 (Manabí: Maicito), 1406.1 (ibid.), 1406.6 (ohne Fundort), 2220.18 (Pichincha: Los Bancos), 2220.19 (Cotopaxi: 'Las Pampas' [San Francisco de las Pampas]), 2220.20 (Pichincha: Tandapi), 2247.100 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2248.1 (Pastaza: "Shell"), 2248.2 (Pichincha: Tandapi), 2248.3 (Pichincha: Puerto Quito), 2248.4 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados), 2248.5-6 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2305.45-54 (ibid.), 2305.55 (Pichincha: Tandapi), 2305.56 (Esmeraldas: Sames), 2398.22 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados), 2398.23-25 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2410.46-47 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados), 2410.48-49 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2410.50 (Pichincha: Tandapi), 2410.51-52 (Cotopaxi: Galapagos), 2440.84-87 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2444.9-13 (ibid.), 2444.14 (Pichincha: Tandapi), 2444.15 (Napo: Coca), 2464.32 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados); NMW 18812 ("Cassigue"). KOLUMBIEN: MHNG 676.45A+B (ohne Fundort), 1337.31 (Caldas: Santa Cecilia); ZFMK 32554 (Popayan, Holotyp). *B. taeniatus*. BRASILIEN: MNHN 1582 (Neotyp). ECUADOR: BM 1933.6.24.114 ('Zamora'); MHNG 2248.20 (Napo: Coca), 2305.18 (Pastaza: "Shell"), 2398.20 (Napo: Coca), 2410.44 (Morona Santiago: Macas), 2440.89 (Napo: Coca); MZUT R 1420 (Río Santiago), R 1445 (Río Zamora); ZMB 3877-78 ("Quito", Syntypen von *Bothriechis quadriscutatus*).

Bothrops a. atrox. BRASILIEN: MHNG 1329.16-35 (Goiás); NHMB 16672-73 (Maranhão), 16674-91 (Goiás), 20697 (Maranhão), 20853 (ibid.), 20875 (ibid.), 22024 (ibid.). COSTA RICA: MHNG 1598.16-17 ("Costa Rica"); NHMB 21732 ("Costa Rica"). ECUADOR: MHNG 2098.97 (Puerto Napo-Micahuahí), 2220.16 (Napo: San Rafael), 2223.8 (Napo: San Pablo, Río Aguarico), 2236.83 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2247.73-76 (Napo: Coca), 2259.98 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2305.75 (ibid.), 2305.91 (Morona Santiago: Macas), 2305.92 (Napo: Coca), 2305.94-95 (ibid.), 2305.96 (Morona Santiago: Santiago), 2305.97-100 (Morona Santiago: Macas), 2306.7-9 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2398.13 (Napo: Coca), 2398.14 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2398.15 (Napo: Laguna di Pañacocho, Río Napo), 2398.16 (Morona Santiago: Macas), 2410.27-29 (Napo: Coca), 2410.31 (Morona Santiago: Macas), 2440.2 (Napo: Coca), 2440.34-35 (ibid.), 2440.43-44 (ibid.), 2443.97-98 (ibid.), 2443.100 (Napo: San Pablo Kantesiya), 2444.19 (ibid.), 2458.55-56 (Napo), 2459.49 (Napo: Coca), 2511.98 (Napo: Cononaco), 2531.60 (Manabí: Salango); MZUT 1423 ("Río Santiago").

1441 (Morona Santiago: Gualaquiza), 1455A+B (ibid.); QCAZ 492 (Pastaza: Puyo), 494 (Napo: Coca), 497 (ibid.), 702 (Napo: San Rafael), 1061 (Pastaza: 10 km N Puyo). GUATEMALA: NHMB 2558 (Costa Grande, Holotyp von *B. a. septentrionalis*), 2559 (Retatulum), 2560-61 ("Guatemala"). GUAYANA: MHNG 1329.43 (Bartica). HONDURAS: NHMB 9050-52 ("Honduras"). KOLUMBIEN: MHNG 1050.23 (Meta), 1329.42 ("Choco"), 1329.47 (100 km S Bogotá), 1329.48 ("Bogotá"), MHNG (drei nicht katalogisierte Exemplare): Ibagué [CEPS 8, 63], Armero [CEPS 82]; NHMB 2562 ("Kolumbien"), 20711 (Villavicencio), 20725 (ibid.), 20738 (ibid.). MEXICO: MHNG 1592.46 (ohne Fundort). PANAMA: MHNG 1004.43-44 (Río Chuonaque). PERU: MHNG 1329.36-41 (Iquitos), 2061.31 (ibid.), 2061.33-34 (ibid.). TRINIDAD: NHMB 8654, 7765-66; MHNG 1329.44. VENEZUELA: NHMB 9986-87, 9990, 13562-63 (Acosta), 13815-16 (Mesa del Palmar); MHNG 1329.45 (südöstlich von Caracas). *B. a. xanthogrammus*. ECUADOR: ANSP 18108 (Azuaq: Huigra-Río Chiguacay), 18132 (ibid.), 18174 (ibid.); MHNG 2220.12-14 (Pichincha: Tandapi), 2220.15 (Pichincha: Puerto Quito), 2247.70 (ibid.), 2247.72 (Manabí), 2247.77-78 (Pichincha: Tandapi), 2247.79-86 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados), 2247.87-95 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2247.96A+B (ibid.), 2247.97-98 (ibid.), 2247.99 (Pichincha: Tandapi), 2305.55A+B (ibid.), 2305.76-86 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2305.87 (El Oro: Machala), 2305.88-89 (Pichincha: Tandapi), 2305.90 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2306.1 (Pichincha: Alluriquin), 2306.2A+B (ibid.), 2306.3-4 (ohne Fundort), 2306.5 (El Oro: El Progreso), 2306.6 (ohne Fundort), 2398.10-11 (Pichincha: Tandapi), 2398.12 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2410.30 (ibid.), 2410.32 (Esmeraldas: Sapayo Grande), 2410.40 (Pichincha: Tandapi), 2410.41-42 (Cotopaxi: Galapagos), 2440.1 (Cotopaxi: Gutzaló, 1'600 m), 2440.3-33 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2440.36 (Esmeraldas: Montalvo), 2440.42 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2441.60 (ibid.), 2443.80-96 (ibid.), 2443.99 (Guayas: Guayaquil), 2458.47-50 (Guayas: Naranjal), 2458.51-52 (Cotopaxi: Las Damas), 2458.53-54 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2511.99 (Los Rios: Daule), 2511.100 (Loja: 20 km NW Vilcabamba), 2531.60 (Cotopaxi: 'Las Pampas'); USNM 222802 (Los Rios: Jauneche). KOLUMBIEN : MHNG 1078.44 ("Valle de Cauca"); MZUT 1437 (Vinces); USNM 72359 (Choco: Río San Juan), 96031 (Choco: Porto Utria), 151707 (Valle: Río Raposo), 151709-10 (ibid.), 154028 (Chigorodo: Turbo), 154040 (Buenaventura). *B. brazilii*. BOLIVIEN: USNM 123975 (ohne Fundort). BRASILIEN: IB 14715 (Pará: Tomé Assú, Acará Mirim River, Paratyp); MHNG 1329.46 (S Mato Grosso: Camapuã); NHMB 20741 (Maranhão), 20874 (ibid.). ECUADOR: EPN 3768 (Pastaza: Río Huiyoycu); USNM 165339 (Pastaza: Río Corrientes, 76°50' W x 2°10' S). PERU: MHNG 1567.89 ('Genaro Herrera' [250 km SE Iquitos]). *B. lojanus*. ECUADOR: EPN 556 ('Cerro Villonaco'), 558 (ibid.), 6801-02 (ibid.); MHNG 2398.17 (Loja: Loja), 2410.45 (Loja: zw. Loja und Zamora), 2458.57-58 (ibid.), 2529.28 (Loja: zw. Loja und Catamayo).

Porthidium almawebi. ECUADOR: MHNG 2221.17 (Cotopaxi: 'Las Pampas' [San Francisco de las Pampas]), 2247.71 (Napo: El Reventador [falscher Fundort?]), 2248.7-9 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2248.10-12 (ibid. Holotyp [-12] und Paratypen [-10-11]), 2248.13-16 (Pichincha: Tandapi, Paratypen), 2305.58-70 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2305.71 (Pichincha: Santo Domingo de los Colorados), 2305.72 (El Oro: El Progreso), 2305.74 (ohne Fundort), 2398.18 (Cotopaxi: 'Las Pampas'), 2398.19 (Pichincha: Tandapi), 2410.33 (Cotopaxi: Palo Quemado), 2410.34 (Cotopaxi: Galapagos), 2410.35-38 (Cotopaxi: 'Las Pampas', -36-38: Paratypen), 2410.39 (Pichincha: La Florida, Paratyp), 2440.37-38 (Cotopaxi: 'Las Pampas', Paratypen), 2440.39 (Cotopaxi: Galapagos, Paratyp), 2440.40-41 (Cotopaxi: 'Las Pampas', Paratypen), 2444.20-23 (ibid.). KOLUMBIEN: USNM 151708 (Valle: Río Raposo), 154051 (Valle: Río Raposo, Buenaventura). *P. hyoprora*. ECUADOR: MHNG 2236.90 (Napo: San Pablo Kantesiya); USNM 165297 (Pastaza: Río Corrientes), 165299 (ibid.), 165301 (Pastaza: Mdg. d. Río Capahuari), 165302 (Pastaza: Mdg. d. Río Shione, Río Conambo), 165307 (Pastaza: Río Oglan, Alto Curaray), 165309-10 (Pastaza: Río Copataza), 165311 (Napo: Galeras, Suumaco Berge), 165312 (Napo: Pangayacu, Cotopino), 165313 (Napo: Loreto), 165314 (Napo: Cotopino). KOLUMBIEN: IB 9199 (La Pedrera, Holotyp). *Porthidium cf. hyoprora*. ECUADOR: BM 1946.1.19.88 (Alpayaca, Río Pastaza, Typus von *Lachesis pleuroxanthus*); MHNG 2305.73 (Morona Santiago: Macas); NHMB 22528 (Zamora); USNM 165298 (Pastaza: Río Corrientes), 165303 (Pastaza: Puyo), 165304 (Pastaza: Río Villano), 165305 (Pastaza: Alto

Curaray), 165306 (Pastaza: Canelos), 165315 (Morona Santiago: Chiguaza), 165316 (Morona Santiago: Maguma), 165318 (Morona Santiago: Río Pindo, Oberlauf d. Río Tigre). *P. l. arcosae*. QCAZ 1325 (Manabí: Salango, Agua Blanca, Holotyp). *P. microphthalmum*. ECUADOR: BM 58.7.25.13 ('Guayaquil' [?], coll. Fraser); MHNG 2444.24 (Loja: Loja), 2512.1 (Zamora: Zamora); MZUT 1431 ('Río Santiago'), 1438 (Azuay: San José Cuchipamba), 1446A+B (Morona Santiago: Gualaquiza). PERU: ANSP 11515 ("between Balsa Puerto and Moyabamba", Holotyp). *P. nasutum*. ECUADOR: BM 98.4.28.93 (Carchi: Paramba, coll. Rosenberg), 1901.3.29.42-43 ('San Javier'); MHNG 2220.22-23 (Pichincha: Puerto Quito), 2220.24 (Esmeraldas: Río Blanco, Umg. v. Uvinda), 2222.14 (Pichincha: Puerto Quito), 2249.2 (Esmeraldas: Guadual), 2410.54 (Esmeraldas: Sapayo Grande), 2440.100 (Esmeraldas: Guadual); NHMB 19289-92 (Esmeraldas: "Grenzregion zu Kolumbien"); QCAZ 511 (Esmeraldas: San Miguel Cayapas), 513 (Pichincha: Puerto Quito), 514 (Esmeraldas: Río Blanco); MZUT 1449 (Carchi: Paramba).

LITERATUR

- AMARAL, A. do. 1922. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. A. Parte 1. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. *Annex Mem. Inst. But.* 1 (1): 1-38.
- 1923. New genera and species of snakes. *Proc. New England zool. Club* 8: 85-105.
- 1925. A general consideration of snake poisoning and observations on Neotropical pit-vipers. *Contr. Harv. Inst. Trop. Biol.* 2, vi + 64 pp., 16 pls.
- 1926. Notas de ophiologia. 4ª nota de nomenclatura ophiologica. Sôbre a diferenciação dos nomes genéricos *Lachesis*, *Trimeresurus* e *Bothrops*. *Rev. Mus. Paulista* 14: 34-40.
- 1927. Studies of Neotropical Ophidia. VII. An interesting collection of snakes from West Colombia. *Bull. Antiv. Inst. Amer.* 1 (2): 44-47.
- 1929. Studies of Neotropical Ophidia. XII. On the *Bothrops lansbergii* group. *Ibid.* 3 (1): 19-29.
- 1930a. Estudios sôbre ophídios neotrópicos. XVII. Valor sistemático de varias formas de ophídios neotrópicos. *Mem. Inst. But.* 4 (1929): 3-68.
- 1930b. Estudios sôbre ophídios neotrópicos. XVIII. Lista remissiva dos ophídios de região neotrópica. *Ibid.* 4 (1929): viii + 145 pp. [129-271].
- 1935a. Estudios sôbre ophídios neotrópicos. 32. Apontamentos sôbre a fauna da Colombia. *Ibid.* IX: 209-216.
- 1935b. Estudios sôbre ophídios neotrópicos. 33. Novas espécies de ophídios da Colombia. *Ibid.* IX: 219-223, 8 Abb.
- 1944. Notas sôbre a ofiología neotrópica e brasilica. IV. Da invalidez da espécie *Bothrops pessoai* A. Prado 1939. *Pap. Av. Dpto Zool. São Paulo* 5 (4): 19-28.
- 1955a. Contribuição ao conhecimento dos ofídios do Neotrópicos. 35. A propósito da revalidação de *Coluber lanceolatus* Lacépède, 1789. *Mem. Inst. But.* 26 (1954): 207-214.
- 1955b. Contribuição ao conhecimento dos ofídios do Brasil. 15. Situação taxonômica de algumas formas de Crotalidae Lachesinae, recentemente descritas. *Ibid.* 26 (1954): 215-220.
- 1955c. Contribuição ao conhecimento dos ofídios do Neotrópicos. 36. Redescrção da espécie *Bothrops hyoprora* Amaral, 1935. *Ibid.* 26 (1954): 221-225.
- ARAGON, F., R. BOLAÑOS & O. VARGAS. 1977. Carbohidratos del veneno de *Bothrops asper* de Costa Rica. Estudio cuantitativo. *Rev. Biol. Trop.* 25 (2): 171-178.
- BARBOUR, T. & A. LOVERIDGE. 1929. On some Hondurian and Guatemalan snakes with the description of a new arboreal pit viper of the genus *Bothrops*. *Bull. Antiv. Inst. Am.* 3 (1): 1-3.
- BEEBE, W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica (New York)* 31 (1): 11-52, 4 Abb., 13 Taf.
- BERTHOLD, A. A. 1846. Über verschiedene neue oder seltene Reptilien aus Neu-Granada und Crustaceen aus China. *Nachr. Georg-Aug. Univ. k. Ges. Wiss. Gött.* 1845 (3): 37-48.

- BLANCHARD, R. 1889. Remarques critiques sur les serpents du genre *Thanatophis* Posada Arango. *Bull. Soc. zool. Fr.* 14: 346-349.
- BOCOURT, M. 1868. Description de quelques Crotaliens nouveaux appartenant au genre *Bothrops*, recueillis dans le Guatemala. *Ann. Sci. nat.* (5) 10: 201-202.
- BOGERT, C. M. 1968. A new arboreal pit viper of the genus *Bothrops* from the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *Amer. Mus. Nov.* 2341: 1-14, 3 Abb.
- BOULENGER, G. A. 1896. Catalogue of the snakes in the British Museum. Vol. III. London, *Trustees of the Museum*, xiv + 727 pp., 25 Taf.
- 1903. Descriptions of new snakes in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.* (7) 12: 350-354.
- 1912. Descriptions of new reptiles from the Andes of South America, preserved in the British Museum. *Ibid.* (8) 10: 420-424.
- BRATTSTROM, B. H. 1964. Evolution of the pit vipers. *Trans. San Diego Soc. nat. Hist.* 13 (11): 185-268, 41 Abb., 14 Tab.
- BRONGERSMA, L. D. 1966. Poisonous snakes of Surinam. *Mem. Inst. But.* 33 (1): 73-79.
- BURGER, W. L. 1971. Genera of pitvipers. Ph. D. (Univ. Kansas). *Univ. Microf. Int.* 72-11, 734, 186 pp., 9 Abb., 7 Tab.
- CADLE, J. E. 1992. Phylogenetic relationships among vipers: immunological evidence, pp. 41-48, in: Campbell J. A. & E. D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers. Tyler, Selva*, 467 pp.
- CAMPBELL, J. A. 1973. Life history: *Bothrops bilineatus*. *HISS News J.* 1: 191.
- 1976. A new terrestrial pit viper of the genus *Bothrops* from Western Mexico. *J. Herp.* 10 (3): 151-160, 4 Abb., Tab.
- 1983. The biogeography of the cloud forest herpetofauna of Middle America, with special reference to the Sierra de las Minas of Guatemala. Ph. D. (Univ. Kansas). *Univ. Microf. Int.* 8317869, 322 pp.
- 1985. A new species of highland pitviper of the genus *Bothrops* from southern Mexico. *J. Herp.* 19 (1): 48-54, 3 Abb.
- & W. W. LAMAR. 1989. The venomous reptiles of Latin America. *Ithaca, Cornell Univ. Press*, 425 pp., 568 Photos, 109 Karten, 34 Tab.
- & E. D. BRODIE Jr. 1992. Introduction, pp. ix-xi, in: Campbell J. A. & E. D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers. Tyler, Selva*, 467 pp.
- & W. W. LAMAR. 1992. Taxonomic status of miscellaneous Neotropical viperids, with the description of a new genus. *Occ. Pap. Mus. Tex. Tech Univ.* 153: 31 pp., 10 Fig., Tab.
- CARILLO, N. de ESPINOZA. 1983. Contribución al conocimiento de las serpientes venenosas del Perú de las familias Viperidae, Elapidae e Hydrophiidae. *Publ. Mus. Hist. nat 'Javier Prado' (A) Zool.* 30: 1-55, 31 Abb.
- COPE, E. D. 1860a. Catalogue of the venomous serpents in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes on the families, genera and species. *Proc. Acad. nat. Sci. Phil.* 1859: 332-347.
- 1860b. Notes and descriptions of new and little known species of American reptiles. *Ibid.* 1860: 339-345.
- 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Ibid.* 1868: 96-119.
- 1870. Seventh contribution to the herpetology of Tropical America. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 11 (1869): 147-169.
- 1871. Ninth contribution to the herpetology of Tropical America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 1871: 200-224.
- 1876a. On the batrachia and reptilia of Costa Rica. *J. Acad. nat. Sci. Phil.* (2) 8 (4) (1875): 93-154.
- 1876b. Report on the reptiles brought by Professor James Orton from the middle and upper Amazon, and western Peru. *Ibid.* (2) 8 (6): 159-183.

- 1887. Catalogue of batrachians and reptiles of Central America and Mexico. *Bull. U. S. natn. Mus.* 32: 1-98.
- CROTHER, B. I., J. A. CAMPBELL & D. M. HILLIS. 1992. Phylogeny and historical biogeography of the palm-pitvipers, genus *Bothriechis*: biochemical and morphological evidence, pp. 1-19, in: Campbell J. A. & E. D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers. Tyler, Selva*, 467 pp.
- CUNHA, O. R. da. 1967. Ofídios da Amazônia. I. A ocorrência de *Bothrops b. bilineatus* (Wied) nas matas dos arredores de Belém, Pará. *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi (n. s.), Zool.* 66: 1-12.
- & F. P. do NASCIMENTO. 1975a. Ofídios da Amazônia. V. *Bothrops lichenosus* Roze, 1958, sinônimo de *Bothrops castelnaudi* D., B. & D., 1854, com nova descrição e comentários. *Ibid.* 80: 1-16.
- & —. 1975b. Ofídios da Amazônia. VII. As serpentes peçonhentas do gênero *Bothrops* (Jararacas) e *Lachesis* (Surucucu) da região leste do Pará. *Ibid.* 83: 1-42.
- & —. 1978. Ofídios da Amazônia. X. As cobras da região leste do Pará, Belém. *Publ. Av. Mus. Par. Emílio Goeldi* 31, 218 pp.
- & —. 1982. Ofídios da Amazônia. XIV. As espécies de *Micrurus*, *Bothrops*, *Lachesis* e *Crotalus* do Sul do Pará e Oeste do Maranhão, incluindo áreas de Cerrado deste estado. *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi (n. s.), Zool.* 112: 1-58.
- DANIEL, H. 1959. La colgadora y sus actividades. *Progreso (Medellin)* 17: 38-42.
- DESPAX, M. 1911. Reptiles et batraciens de l'Equateur recueillis par M. le Dr. Rivet, pp. 17-43, Taf. I-III, in: *Mission du Service géographique de l'armée pour la mesure d'un arc de méridien équatorial en Amérique du Sud. Vol. 9 (2). Paris, Gauthier-Villars*, 60 pp.
- DIXON, J. A. & P. SOINI. 1986. The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. *Milw. Publ. Mus.* (2nd ed.), 154 pp., 41 Abb, 3 Tab.
- DOWLING, H. G. 1951. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *Brit. J. Herp.* 1 (5): 97-99.
- DUELLMAN, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities, pp. 371-459, in: Duellman, W. E. (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas Monogr.* 7, 485 pp.
- DUMÉRIL, A. M. C., G. BIBRON & A. DUMÉRIL. 1854. *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles. Vol. 7 (2). Paris, Libr. Encycl. Roret*, 1536 pp.
- DUMÉRIL, A., M. BOCOURT & F. MOCQUARD. 1870. *Etudes sur les reptiles et les batraciens. Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. Recherches zoologiques, III (1). Etudes sur les reptiles et les batraciens. Paris, Impr. Nat., xiv + 1012 pp., 98 Taf.*
- DUNN, E. R. 1919. Two new Crotaline snakes from western Mexico. *Proc. biol. Soc. Wash.* 32: 213-216.
- 1944. Los géneros de anfibios y reptiles de Colombia, III. Reptiles; orden de la serpientes. *Caldasia* 3 (12): 155-224.
- 1946. A small herpetological collection from Eastern Peru. *Proc. biol. Soc. Wash.* 59: 17-20.
- 1949. Relative abundance of some Panamanian snakes. *Ecology* 30 (1): 39-57, Taf.
- & M. T. DUNN. 1940. Generic names proposed in herpetology by E. D. Cope. *Copeia* 1940 (2): 69-76.
- FITZINGER, L. J. 1843. *Systema reptilium. Fasciculus primus. Amblyglossae. Vindobonae, Braumüller & Seidel*, vi + 106 pp.
- FREIRE, A. 1982. Serpientes en los Guadales. 2° *Simp. Lat. Bambu, Univ. L. Vic. Rocafuerte, Guayaquil*, 16 pp.
- 1991. Dos nuevas especies de *Bothrops* en el Ecuador. *Publ. Trab. cient. Univ. tecn. Machala* 2, 8 pp., Abb.

- FUGLER Ch. M. & A. B. WALLS. 1978. Snakes of the Upano Valley of Amazonian Ecuador. *J. Tenn. Acad. Sci.* 53 (3): 81-87, 2 Abb.
- GAIGE, H. T., N. HARTWEG & L. C. STUART. 1937. Notes on a collection of amphibians and reptiles from eastern Nicaragua. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich* 357: 1-18, Karte.
- GARCIA, E. 1896. Los ofidios venenosos del Cauca. *Cali*, 102 pp., 15 Taf.
- GARMAN, S. 1881. New and little known reptiles and fishes in the museum collections. *Bull. Mus. comp. Zool.* 8: 85-93.
- 1883. On the reptiles and batrachians. Part I. Ophidia. *Mem. Mus. comp. Zool.* 2: xxxi + 185 pp., 9 Taf.
- 1887. On West Indian reptiles in the Museum of Comparative Zoology, at Cambridge, Mass. *Proc. Am. Philos. Soc.* 24: 278-286.
- GASC, J.-P. & M. T. RODRIGUES. 1980. Liste préliminaire des serpents de la Guyane française. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (4) 2: 559-598.
- GERY, J. 1991. Wissenschaftliche Beschreibungen aus Versehen. *DATZ* 44 (12): 793-798, 5 Abb.
- GLOYD, H. K. 1979. A new generic name for the hundred-pace viper. *Proc. biol. Soc. Wash.* 91: 963-964.
- & R. CONANT. 1990. Snakes of the *Agkistrodon* complex. A monographic review. *Oxford, SSAR Contr. Herp.* 6, 614 pp.
- GRAY, J. E. 1842. Synopsis of the species of rattle-snakes, or family of Crotalidae. *Zool. Misc.:* 47-51.
- 1849. Catalogue of the specimens of snakes in the collection of the British Museum. *London, Brit. Mus.*, xv + 125 pp.
- GREENE, H. W. & J. A. CAMPBELL. 1972. Notes on the use of caudal lures by arboreal green pit vipers. *Herpetologica* 28 (1): 32-34, Fig.
- GRIFFIN, L. E. 1916. A catalogue of the Ophidia from South America at present (June, 1916) contained in the Carnegie Museum, with descriptions of some new species. *Mem. Carn. Mus.* VII (3) (1915): 163-228, Taf. 28.
- GUICHENOT, A. 1855. Reptiles, in: Castelnau, F. de, Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro à Lima et de Lima au Pará (...) dans les années 1843 à 1847. (7) 2 (2). *Paris, Bertrand*, 96 pp., 18 Taf.
- GÜNTHER, A. 1859. Second list of cold-blooded vertebrata collected by Mr. Fraser in the Andes of Western Ecuador. *Proc. zool. Soc. London* 1859: 402-420, Taf. XX.
- 1895. *Biologia Centrali-Americana* (1885-1902). Reptilia and Batrachia, pp. 145-195, Taf. 51-59. *London, Porter*, 326 pp., 76 Taf.
- HALLOWELL, E. 1845. Description of reptiles from South America, supposed to be new. *Proc. Acad. nat. Sci. Phil.* 1845: 241-247.
- HARTWEG, N. & J. A. OLIVER. 1938. A contribution to the herpetology of the Isthmus of Tehuantepec. III. Three new snakes from the Pacific slope. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 390: 1-8, Taf.
- HENDERSON, R. W., M. A. NICKERSON & S. KETCHAM. 1976. Short term movements of the snakes *Chironius carinatus*, *Helicops angulatus* and *Bothrops atrox* in Amazonian Peru. *Herpetologica* 32 (3): 304-310, 3 Abb.
- , J. R. DIXON & P. SOINI. 1979. Resource partitioning in Amazonian snake communities. *Contr. Biol. Geol. Milw. Publ. Mus.* 22: 1-11, 2 Abb, 1 Taf.
- HIRTH, H. F. 1964. Observations on the fer-de-lance, *Bothrops atrox*, in coastal Costa Rica. *Copeia* 1964 (2): 453-454.
- HOGUE, A. R. 1949. Notas erpetológicas. 7. Sobre a ocorrência de *Trimeresurus hyoprora* (Amaral) no Brasil. *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi* X: 325-329.
- 1953. Notas erpetológicas. Revalidação de *Bothrops lanceolata* (Lacépède). *Mem. Inst. But.* 24 (1952): 231-236.

- 1954. A new *Bothrops* from Brazil - *Bothrops brazili*, sp. nov. *Ibid.* 25 (1953): 15-21, 7 Abb.
- 1964 Serpentes da Fundação "Surinaam Museum". *Ibid.* 30 (1960-62): 51-64.
- 1966. Preliminary account on Neotropical Crotalinae. *Ibid.* 32 (1965): 109-184, Karte, 20 Taf.
- & A. R. LANCINI. 1962. Sinopsis de las serpientes venenosas de Venezuela. *Publ. Ocas. Mus. Cienc. nat. Caracas (Zool.)* 1: 1-24, 10 Abb.
- & S. A. R. W. D. L. ROMANO. 1971. Neotropical pit vipers, sea snakes, and coral snakes, pp. 211-293, in: W. Bucherl & E. Buckley (eds.), *Venomous animals and their venoms. Vol. 2: Venomous vertebrates. New York, Academic Press.*
- & S. A. R. W. L. ROMANO-HOGE. 1981. Poisonous snakes of the world. Part I. Check list of the pit vipers. *Mem. Inst. But.* 42/43 (1978/79): 179-310, Abb., Taf.
- HOOGMOED, M. S. & U. GRUBER. 1983. Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Musea in Munich and Leiden. *Spixiana* Suppl. 9: 319-415.
- INTERNATIONALE KOMMISSION FÜR ZOOLOGISCHE NOMENKLATUR. 1970. Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur (XV. Kongress). *Frankfurt/M., Waldemar Kramer*, 92 pp.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1985. International Code of zoological nomenclature (3rd ed.). *Int. Trust Zool. Nom. & Univ. Calif. Press*, H. Charlesworth, 338 pp.
- JAN, G. 1859. Plan d'une Iconographie descriptive des ophidiens, et description sommaire de nouvelles espèces de serpents. *Rev. Mag. Zool., Paris* (2) 11: 148-163.
- 1863. Elenco sistematico degli ofidi descritti e disegnati per l'Iconografia generale. *Milano, Lombardi*, 143 pp.
- JOHNSON, J. D. & J. R. DIXON. 1984. Taxonomic status of the Venezuelan Macagua, *Bothrops colombiensis*. *J. Herp.* 18 (3): 329-332.
- KNIGHT, A., L. D. DENSMORE & E. D. RAEL. 1992. Molecular systematics of the *Agkistrodon* complex, pp. 49-69, in: Campbell J. A. & E. D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers. Tyler, Selva*, 467 pp.
- KRAUS, O. 1973. Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. *Senckb. biol.* 54 (1/3): 219-225.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae secundum classes [...]. Tomus I. Editio Decima, reformata. Holmiae*, 824 pp.
- MARCH, D. D. H. 1928. Field notes on Barba amarilla (*Bothrops atrox*). *Bull. Activ. Inst. Amer.* 1 (4): 92-97, 8 Abb.
- MENESES, O. 1974. Ofidios y ofidismo en el Perú. II. Aspectos ecológicos de la fauna ofídica ponzoñosa. *Rev. Inst. Zoonos. Invest. Pecuaría* 2 (3-4): 79-84, Taf.
- MÜLLER, F. 1878. Katalog der im Museum und Universitätskabinet zu Basel aufgestellten Amphibien und Reptilien nebst Anmerkungen. *Verh. naturf. Ges. Basel* 6 (4): 561-709, 3 Taf.
- 1885. Vierter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. *Ibid.* 7 (3): 668-717.
- MÜLLER, L. 1923. Ueber neue oder seltene mittel- und südamerikanische Amphibien und Reptilien. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 11 (1): 77-93.
- NEILL, W. T. 1965. New and noteworthy amphibians and reptiles from British Honduras. *Bull. Fla State Mus.* 9 (3): 77-130, 4 Abb.
- 1966. Notes on *Bothrops hyoprora*. *Herpetologica* 22 (3): 235-239, 2 Abb.
- NICÉFORO, Hno, M. 1929. Rabo de Chucha del Chocó. *Rev. Soc. colomb. Cienc. nat.* 4: 185-188.
- 1938. Las serpientes colombianas de hocico proboscídifforme grupo *Bothrops lansbergii-nasuta-hyoprora*. *Rev. Acad. colomb. Cienc. ex. Fis. Nat.* 2 (7): 417-421, 2 Taf.
- 1939. Contribución al estudio de la ofiología colombiana. *Ibid.* 3: 91-94.

- 1942. Los ofidios de Colombia. *Ibid.* 5: 84-101.
- OBST, F.-J. 1977. Die herpetologische Sammlung des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden und ihre Typusexemplare. *Zool. Abh. staatl. Mus. Tierk. Dresden* 34 (13): 171-186.
- ORCÉS, G. V. 1948. Notas sobre los ofidios venenosos del Ecuador. *Filos. Letr. (Quito)* 3: 231-250.
- PARKER, H. W. 1930. Two new reptiles from southern Ecuador. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 5: 568-571.
- 1932. Some new or rare reptiles and amphibians from southern Ecuador. *Ibid.* (10) 9: 21-26.
- 1934. Reptiles and amphibians from southern Ecuador. *Ibid.* (10) 14 (80): 264-273.
- 1938. The vertical distribution of some reptiles and amphibians in southern Ecuador. *Ibid.* (11) 2: 438-450.
- PERACCA, M. G. 1897. Viaggio del Dr. Enrico Festa nell'Ecuador e regioni vicine. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. r. Univ. Torino* 12 (300): 1-20, Abb.
- 1910. Descrizione de alcune nuove specie de ofidii del Museo Zoologico della R. Università di Napoli. *Ann. Mus. zool. r. Univ. Napoli* (n.s.) 3 (12): 1-3.
- PÉREZ-HIGAREDA, G., H.M. SMITH & J. JULIA-ZERTUCHE. 1985. A new jumping viper, *Porthidium olmec*, from southern Veracruz, Mexico. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 21: 97-106.
- PÉREZ-SANTOS, C. & A. G. MORENO. 1991a. Distribución y amplitud altitudinal de las serpientes en Ecuador. *Rev. Esp. Herp.* 5 (1990): 125-140, Tab.
- & —. 1991b. Serpientes de Ecuador. Monografía XI. *Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 538 pp., 114 Abb., 150 Photos.
- PETERS, J. A. 1955. Herpetological type localities in Ecuador. *Rev. ecuat. Ent. Paras.* 2 (3-4): 335-352.
- 1960. The snakes of Ecuador. A checklist and key. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll.* 122 (9): 491-541.
- & B. OREJAS-MIRANDA. 1970. Catalogue of the Neotropical squamata. Part I. Snakes. *Washington, Smiths. Press*, 347 pp.
- PETERS, W. 1859. Über die von Hrn. Dr. Hoffmann in Costa Rica gesammelten und an das königl. zoologische Museum gesandten Schlangen. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin* 1859: 275-278.
- 1861. Beschreibung von zwei neuen Schlangen, *Mizodon* [sic] *variegatus* aus Westafrika und *Bothriopsis quadriscutata*. *Ibid.* 1861: 358-360.
- 1863. Über die craniologischen Verschiedenheiten der Grubenottern (Trigonocephali) und über eine neue Art der Gattung *Bothriechis*. *Ibid.* 1862/63: 670-674.
- PORRAS, L., J. R. McCRANIE & L. D. WILSON. 1981. The systematics and distribution of the hognose viper *Bothrops nasuta* Bocourt. *Tulane Stud. Zool. Bot.* 22: 85-107, 5 Abb., 7 Taf.
- POSADA, A. ARANGO. 1889a. Apuntamientos para la ofiología colombiana. *An. Acad. Med. Medellin* 2: 45-49.
- 1889b. Note sur quelques solénoglyphes de Colombie. *Bull. Soc. zool. Fr.* 14: 343-345.
- PRADO, A. 1939. Notas ofiológicas. I. Sobre as serpentes do grupo *Bothrops lansbergii*, com a descrição de uma nova especie. *Mem. Inst. But.* 12 (1938/39): 1-4, Abb.
- PROCTER, J. B. 1918. On the variation of the pit-viper, *Lachesis atrox*. *Proc. zool. Soc. London* 1918: 163-182, 5 Abb., Tab.
- RENDAHL, H. & G. VESTERGREN. 1940. Notes on Colombian snakes. *Ark. Zool.* (A) 33 (1): 1-16, 4 Abb., Tab.
- RENJIFO, J. M. 1979. Systematics and distribution of Crotalid snakes in Colombia. Ph. D. (Univ. Kansas). *Univ. Microf. Int.* 6232175, 64 pp.

- ROZE, J. A. 1958. Los reptiles del Chimantá Tepui (Estado Bolívar, Venezuela) colectados por la expedición del Chicago Natural History Museum. *Acta. Biol. Ven.* 2 (25): 299-314, 4 Abb.
- SALVIN, O. 1860. On the reptiles of Guatemala. *Proc. zool. Soc. London* 1860: 451-461, Taf. XXXII.
- SANDNER-MONTILLA, F. 1976. Una nueva especie del género *Bothrops* de la Gran Sabana, Edo. Bolívar, Venezuela. *Mem. Cien. Ofidiol.* 1: 1-4.
- 1979. Una nueva especie del género *Bothrops* de la region de Guanare, Estado Portuguesa, Venezuela. *Ibid.* 4: 1-19.
- 1981. Una nueva subespecie de *Bothrops lanceolatus* (Lacépède, 1789). *Ibid.* 6: 1-15, figs.
- SAVAGE, J. M. 1980. A handlist with preliminary keys to the herpetofauna of Costa Rica. *Los Angeles, Univ. So. Calif. Publ.*
- & J. VILLA. 1986. Introduction to the herpetofauna of Costa Rica. *Oxford, SSAR Contr. Herp.* 3, viii + 207 pp.
- SCHÄTTI, B., E. KRAMER & J.-M. TOUZET. 1990. Systematic remarks on a rare Crotalid snake from Ecuador, *Bothriechis albocarinata* (Shreve), with some comments on the generic arrangement of arboreal Neotropical pitvipers. *Revue suisse Zool.* 97 (4): 877-885, 3 Abb.
- & E. KRAMER. 1991. A new pitviper from Ecuador, *Bothriechis mahnerti*. *Ibid.* 98 (1): 9-14, 2 Abb.
- SCHMIDT, K. P. & E. W. ANDREWS. 1936. Notes on snakes from Yucatan. *Zool. Ser. Field Mus. nat. Hist.* 20 (18): 167-187, 4 Abb.
- & W. F. WALKER. 1943. Peruvian snakes from the University of Arequipa. *Ibid.* 24 (26): 279-296.
- SHREVE, B. 1934. Notes on Ecuadorian snakes. *Occ. Pap. Boston Soc. nat. Hist.* 8: 125-132.
- SMITH, H. M. 1938. Notes on reptiles and amphibians from Yucatan and Campeche, Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 388: 1-22, Tab., Taf.
- 1941. Notes on Mexican snakes of the genus *Trimeresurus*. *Zoologica (New York)* 26 (1): 61-64.
- 1959. New and noteworthy reptiles from Oaxaca, Mexico. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 62 (4): 265-272.
- & E. O. MOLL. 1969. A taxonomic rearrangement of the pit vipers of the *Bothrops nigroviridis* complex of Southern Mexico. *J. Herp.* 3 (3-4): 151-155.
- & K. R. LARSEN. 1974. The gender of generic names ending in *-ops*. *Ibid.* 8 (4): 375.
- & R. B. SMITH. 1976. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. III. Source analysis and index for Mexican reptiles. *N. Bennington, Johnson.*
- SMITH, M. A. 1943. The Fauna of British India, Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. Vol. III. Serpentes. *London, Taylor & Francis*, 583 pp., 166 Abb., Karte.
- SOLORZANO, A. & L. CERDAS. 1989. Reproductive biology and distribution of the terciopelo, *Bothrops asper* Garman in Costa Rica. *Herpetologica* 45 (4): 444-450, 2 Abb., 2 Tab.
- STEINDACHNER, F. 1870. Herpetologische Notizen (II). II. Über einige neue oder seltene Reptilien des Wiener Museums. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, 61: 11-25 [336-350], 38 Taf.
- STUART, L. C. 1935. A contribution to a knowledge of the herpetology of a portion of the savanna region of central Petén, Guatemala. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 29: 1-56, fig., 4 Taf., Karte.
- 1948. The amphibians and reptiles of Alta Verapaz, Guatemala. *Ibid.* 69: 1-109, 10 Abb., 35 Tab., Karte.
- 1963. A checklist of the herpetofauna of Guatemala. *Ibid.* 122: 1-150, Karte.

- TAYLOR, E. H. 1951. A brief review of the snakes of Costa Rica. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 34: 1-188, 7 Abb., Tab., 23 Taf.
- 1954. Further studies on the serpents of Costa Rica. *Ibid.* 36 (2): 673-801.
- TEST, F. H., O. J. SEXTON & H. HEATWOLE. 1966. Reptiles of Rancho Grande and vicinity, Estado Aragua, Venezuela. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 128: 1-63, 2 Abb., 2 Taf.
- VANZOLINI, P. E. 1986. Addenda and Corrigenda to: Peters, J. A. & R. Donoso-Barros, Catalogue of the Neotropical Squamata, Part I (Snakes). *Washington, Smithsonian Inst.*, 26 pp. (2nd ed.).
- VILLA, J. 1984. The venomous snakes of Nicaragua: a synopsis. *Milw. Publ. Mus. Contr. Biol. Geol.* 59: 1-41.
- , L. D. WILSON & J. D. JOHNSON. 1988. Middle American herpetology. A bibliographic checklist. *Columbia, Univ. Missouri Press*, 131 pp.
- WAGLER, J. 1824, in: J. de Spix, *Serpentum Brasiliensium Species Novae ou Histoire naturelle des espèces nouvelles de serpents (...)*. *Munich, F. S. Hübschmann*, 77 pp., 26 Taf.
- WERMAN, S. D. 1984a. *Bothrops schlegelii* (eyelash viper). Coloration. *Herp. Rev.* 15 (1): 17-18.
- 1984b. The taxonomic status of *Bothrops supraciliaris* Taylor. *J. Herp.* 18 (4): 484-486.
- 1992. Phylogenetic relationships of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (sensu lato): cladistic analyses of biochemical and anatomical characters, pp. 21-40, in: Campbell J. A. & E. D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers*. *Tyler, Selva*, 467 pp.
- WERNER, F. 1901. Reptilien und Batrachier aus Peru und Bolivien. *Abh. Ber. kgl. zool. anthr.-ethogr. Mus. Dresden* 9 (2): 1-14, 8 Abb.
- 1909. Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums in Hamburg. I. Schlangen. *Mitt. naturhist. Mus. Hamb.* XXVI: 205-247, 14 Abb.
- 1922. Synopsis der Schlangen-Familien der Amblycephaliden und Viperiden, nebst Übersicht über die kleineren Familien und die Colubriden der Acrochordinengruppe. *Arch. Naturg.* (A) 88 (8): 185-244, 13 Abb.
- 1926. Neue oder wenig bekannte Schlangen aus dem Wiener Naturhistorischen Staatsmuseum (III. Teil). *Sitzb. Akad. Wiss. (Abt. I)* 135 (7/8): 243-257.
- WIED-NEUWIED, M. 1820. Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. Bd. 1. *Frankfurt, H. L. Brönnner*, xxxiv + 380 pp.
- 1821. Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. Bd. 2. *Frankfurt, H. L. Brönnner*, xvii + 345 pp.
- 1824. Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens. Lieferung 5. *Weimar, Landes-Industrie-Compt.*, 6 Taf.
- 1825. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. Bd. 1. *Weimar, Landes-Industrie Compt.*, xxii + 614 pp., 3 Taf.
- WILSON L. D. & J. R. McCRAVIE. 1984. *Bothrops nasuta*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* 349: 1-2.
- & J. R. MEYER. 1985. The snakes of Honduras (2nd ed.). *Milw. Publ. Mus.*, 150 pp.